Studien an intracellularen Symbionten

von

Dr. phil. Paul Buchner
Privatdocent an der Universität München

I. Die intracellularen Symbionten der Hemipteren.

Mit 12 Tafeln und 29 Textfiguren

(Sonderabdruck aus „Archiv für Protistenkunde“, begründet von Fritz Schaudinn, herausgegeben von Dr. M. Hartmann und Dr. S. von Prowazek. 26. Band.)

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1912

Inhalt.

A. Die bisherigen Kenntnisse über Symbionten bei Insekten.

Bis vor kurzem galt die Erscheinung, daß Organismen von offenbar pflanzlicher Natur im Gewebe der Insekten derart vorkommen, daß nicht von einem gelegentlichen harmlosen Commensualismus gesprochen werden kann, sondern geradezu von einer echten Symbiose, deren Zweckmäßigkeit nur augenblicklich noch unklar ist, für eine nur äußerst seltene, und die betreffenden Tatsachen wurden mehr als Kuriosa gebucht. Niemand dachte daran, daß es vielmehr zur Charakteristik großer Insektengruppen gehören könnte, daß sie im innigsten symbiontischen Verhältnis zu niederen Organismen stehen, denen sie einen großen Teil ihres Zellmaterials, ja sogar komplizierte Organe teilweise oder ausschließlich als Wohnstätten zur Verfügung stellen, und aufs genaueste Sorge tragen, daß auch ihre Nachkommen einen Stamm jener Organismen vererbt bekommen.

Durch die neuen Beobachtungen auf diesem Gebiete aber, die K. Šulc und U. Pierantoni zu danken sind, und meine eigenen Studien, die ich in mehreren Abhandlungen niederlegen will, sind eine Anzahl Angaben, die fast durchweg der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts entstammen, in dieses Gebiet herübergezogen worden. Ihre Gewährsmänner haben Dinge beobachtet und beschrieben, mit denen sie nichts anzufangen wußten, da sie die Existenz einer Symbiose nicht erfaßten, die allein hätte aufklären und richtige Wege zum weiteren Studium hätte weisen können. So kommt es, daß ich, wenn ich nun eingangs eine Darstellung der bisherigen Kenntnis intracellularer Symbiose bei Insekten geben will, zunächst einer Anzahl Beobachtungen und Vermutungen Platz geben muß, die erst in der Folge sich als hierhergehörig erwiesen haben.

Da ihre Zahl nicht gering ist und sie natürlich auch bei den weiteren Untersuchungen auf dem Gebiet, auf dem der Zukunft noch viel zu tun bleibt, von Wichtigkeit sind, soll dieses Kapitel ziemlich eingehend abgehandelt werden. Ich hoffe, daß dies späteren Untersuchern nicht ohne Wert sein wird. Nicht zuletzt haben mich zu dieser Ausführlichkeit die Erfahrungen veranlaßt, die ich gelegentlich dieses Literaturstudiums über die völlige oder teilweise Nichtberücksichtigung des bisher Bekannten bei einer Anzahl Autoren machen mußte, die hier deutlich hemmend auf die Entwicklung der Frage eingewirkt hat.

1. Pseudovitellus der Aphiden.

Eines dieser Organe, die oft studiert worden sind und trotzdem stets rätselhaft geblieben sind, ist der „Pseudovitellus" der Aphiden. Bei Imagines beschrieb es zum ersten Male HUXLEY im Jahre 1858 als ein Organ von wenig konstanter Form, dessen Zellen dotterähnliche Kugeln enthalten. Er hielt sie für identisch mit echtem Insektendotter und leitete den Fettkörper hiervon ab. Von ihm stammt auch der Name, der zweifellos gut gewählt war, denn immer wieder treten bei späteren Untersuchern die Stimmen, die sie für Dotter erklären, gleichzeitig auf mit der Vermutung, daß dem Organ doch eine mehr spezifische Funktion zuzusprechen sei. LUBBOCK (1859) schließt sich HUXLEY an und spricht auch vom Pseudovitellus. Schon im Jahre 1850 aber hatte LEYDIG eine wesentliche Tatsache aus der Entwicklungsgeschichte des Organs beobachten können. Er sah, daß erst von einem gewissen Embryonalstadium der vivipar sich entwickelnden Tiere an im Innern des Embryos, der etwa auf dem Blastodermstadium steht, „eine grüne oder gelbe körnige Masse auftritt, welche anfangs, wie es scheint, frei zwischen den Zellen liegt, später aber deutlich zu größeren Ballen zusammengehäuft, von einer Membran umschlossen ist und sich an der Bildung der vegetativen Organe der Blattlaus beteiligt" (p. 74). Aus seiner Figur kann man weiter ablesen, daß er auf den früheren Bildungsstadien des Organes eine Verbindungsbrücke zwischen den zentralen Körnern und dem vegetativen Ende des Embryos gesehen hatte.

Die ersten eingehenderen Angaben entstammen dann dem Jahre 1866, in dem METSCHNIKOFF seine Untersuchungen über In-

sektenembryologie veröffentlichte.[1] Sie beziehen sich vor allem auf *Aphis rosae* und *pelargonii*. Wenn das einschichtige Blastoderm des Aphidenkeimes gebildet ist, grenzt sich dessen unterer, d. h. der Nährzelleinrichtung abgewendeter Teil, der dünnere Zellen besitzt, durch eine quere Scheidewand vom eigentlichen Embryo ab. Die Kerne des flachen Zellbelages schwinden, der von ihm eingeschlossene Dotter zerfällt körnelig, während die Zellen der Querwand sich heftig teilen und einen nach innen drängenden Wulst erzeugen.

In diesem Hügel, den METSCHNIKOFF „Keimhügel“ nennt, entsteht nun auf ihm unbekannte Weise eine Zelle, die, im Gegensatz zu allen anderen, einen grünlichen oder gelblichen Inhalt birgt, der Körnchenform besitzt. Die Zelle ist gewöhnlich 0,013 mm groß. Das „cylindrische Organ“ METSCHNIKOFF's, d. h. der abgestoßene Teil des Embryos verschmilzt währenddem mit der epithelialen Hülle des Keimfaches, um ein besonderes, noch lange zu beobachtendes Organ zu bilden. Es löst sich vom Embryo los, verliert jede aktive Bedeutung für dessen Entwicklung, um endlich zu schwinden.

Die Zelle im Keimhügel teilt sich, ohne daß METSCHNIKOFF sah, wie, liefert eine Anzahl grüner Zellen, die sich als ein Haufen vom Keimhügel abtrennen und im Gegensatz zu diesem deutliche Zellgrenzen besitzen. Es ist dies das „Pseudovitellus“ von HUXLEY und LUBBOCK, oder, nach METSCHNIKOFF's Terminologie, der „sekundäre Dotter“ des erwachsenen Tieres. So nennt er ihn, weil er nachweisen konnte, daß er völlig unabhängig vom primären Dotter des ungefurchten Eies entsteht. Dieser letztere wird immer mehr reduziert, Hand in Hand damit, daß der Embryo im Mutterleib stark heranwächst, der Keimhügel eine weitere Zellgruppe, die Genitalanlage, ins Innere abtrennt und die Pseudovitelluszellen sich besonders enorm vermehren. Diese bilden rasch das schon der Färbung halber, aber auch dem Volumen nach, augenfälligste Organ des Embryos, während die Geschlechtszellen unverändert bleiben.

Erwähnen müssen wir noch, daß sich hie und da beobachten ließ, daß, wenn an der Stelle des Keimhügels nun die anfangs dreieckige Einstülpung vor sich geht, ein bandförmiger Strang diese ganze Höhlung ausfüllte und das obere Ende des Keimhügels mit dem Rest des cylindrischen Organes verband. Es kam an nur verhältnismäßig wenigen Eiern vor, und war auch dann nur kurze Zeit wahrnehmbar. Eine zellige Struktur ist nicht aufzufinden ge-

[1]) Eine vorläufige kurze Mitteilung der Hauptresultate findet sich schon in „Mitteil. über die Embryologie der Hemipteren“. 1866.

wesen. Später verwandelt sich das Organ in eine körnige Masse und verschwindet. Die Bedeutung dieses „zapfenförmigen Organes“, die, wie er glaubt, keine wichtige sein kann, bleibt METSCHNIKOFF unklar.

Über den Wert des „sekundären Dotters“, der ein auffallend dotterartiges Aussehen besitzt, aber aus deutlich grüngefärbten Zellen besteht, und auf und neben dem Fortpflanzungsapparate seine definitive Lage hat, weiß er auch nichts weiter zu berichten, als daß er „im sicheren Zusammenhang mit der Vermehrungstätigkeit steht“. Eine Verwechslung mit dem Fettkörper ist ausgeschlossen. Dieser läßt sich leicht davon unterscheiden, besonders bei den gelegentlich zu beobachtenden roten Exemplaren von *Aphis rosae*, bei denen dann der Fettkörper rot ist, der sekundäre Dotter aber grün, wie bei grünen Tieren.

In der gleichen Arbeit macht METSCHNIKOFF die ersten Angaben über die Entwicklung der Cocciden und Psylliden, die für uns in der Folge wichtig sind. Wir wollen aber durch sie die Darstellung der Entwicklung unserer Kenntnis des sekundären Dotters nicht unterbrechen, hier nur mitteilen, daß die Untersuchung von *Psylla* die neue, wichtige Tatsache zeitigte, daß Eier, die ungefurcht abgelegt werden, die Anlage zu dem sekundären Dotter in Form eines rundlichen Körpers am Hinterende des Eies im Dotter bergen.

Denn BALBIANI's Studien am Winterei der Aphiden, die wir nun anschließen, haben das gleiche gefunden. Es war zu erwarten, daß entsprechend der ganz verschiedenen Entwicklungsmodi des viviparen Embryos aus einem kleinen dotterarmen Ei und des oviparen aus einem großen, mit Dotter reich versehenen Ei sich auch bezüglich der Entstehung des „sekundären Dotters“ Unterschiede herausstellten. BALBIANI gibt eine genaue Darstellung der Entwicklung der Ovarien und der Anhangs- und Ausführungsorgane, auf die wir noch später zurückkommen werden. Er konnte deutlich zeigen, daß Nährzellen und Eizellen sich relativ spät aus einem einheitlichen Material differenzieren. Schon auf den ersten Stadien einer Differenzierung soll nun auf die Ovocyte eine kleine Zelle von der der Nähreinrichtung entgegengesetzten Seite zuwachsen. Wenn die erstere soweit herangewachsen ist, daß sie sich berühren, so erfolgt eine Verschmelzung, derart, daß die „cellule antipode“ im Eidotter liegt, und mit einem feinen, sich verjüngenden Stielchen (pédoncule) dort verankert ist, wo die Follikelepithelien zusammenstoßen und dem Nährstrang den Durchtritt zu dem nächst älteren Ei lassen. Der „Kern“ wird als ein heller Fleck im Dotter ab-

gebildet, oft scharf konturiert, gelegentlich sogar mit einem Nucleolus Die Konstatierung dieser Zelle ist „d'une appréciation difficile et délicate“.

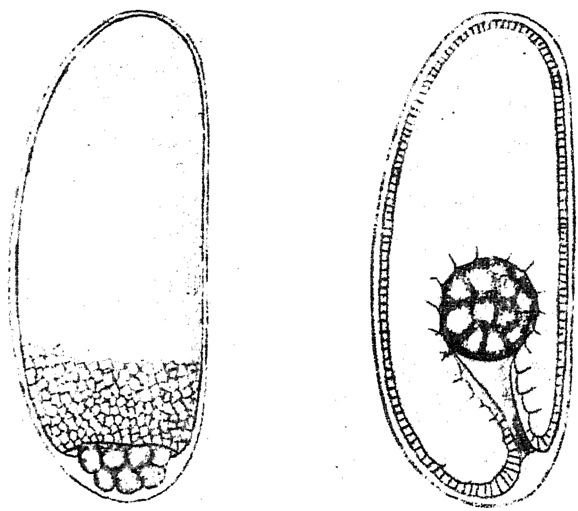
Leicht zu beobachten war dagegen, daß auf älteren Stadien am hinteren Pole eine größere Masse liegt, die mit dem Alter der Eier etwas zunimmt und, oft ganz scharf umschrieben, aus kleineren Elementen zusammengesetzt ist. Bei *Drepanosiphum platanoides* waren diese besonders deutlich, so daß sich sogar nicht selten ein feines Bläschen als Kern ansprechen ließ. Die Größe der Kügelchen betrug 0,004—0,006 mm. Von einem Stadium an, auf dem das Ei etwa doppelt so lang ist, als die Nähranlage, tritt die grüne Färbung der Körper auf, die die herrschende bei den Blattläusen für das Organ ist. Bei manchen Formen entsteht nicht sofort die definitive Farbe. Bei *Lachnus agilis* und *roboris* erscheint zunächst ein intensives Gelb, dann Gelbgrün und endlich Grün. Selten bleibt die Masse ungefärbt, wie bei *Chaitophorus populi.* Bei einigen Aphiden (*Aphis persicae*, *aceris*) haben Weibchen verschiedener Kolonien verschiedene Farben (grün, gelb, braun), offenbar im Zusammenhang mit Unterschieden in der Ernährung.

Im abgelegten Ei läßt sich die masse polaire bei allen Formen leicht erkennen, selbst mit unbewaffnetem Auge. Bei *Lachnus roboris*, dessen Eier, wohl die relativ größten im Tierreich, 1,43 mm (halb so lang wie das Tier selbst) werden können, steigt der Durchmesser des Körpers bis 0,38 mm. An zerzupften Eiern findet Balbiani den Körper aus „Zellen“ mit Kern bestehend, deren Plasma vollgestopft ist mit weiteren viel kleineren Zellen. Erstere sind rund, 0,02 mm im Durchmesser, letztere 0,002—0,003 mm, „nées par génération endogène dans l'intérieur des sphérules de la masse polaire“. Hierin bestärkt ihn, daß er Teilungsstadien beobachtete. Bei Behandlung mit Essigsäure finden sich nucleolenartige Pünktchen in den 2 μ großen Kügelchen und Hantelfiguren in den biskuitförmigen; wie wir in der Folge sehen werden, ein glänzendes Zeugnis für die hervorragende Beobachtungsgabe Balbiani's.

Während der Blastodermbildung des abgelegten Eies bleibt der Körper unverändert, das Blastoderm selbst aber weicht in seiner Umgebung etwas zurück, so daß er allmählich fast bis zur Hälfte frei am Hinterende des Eies hervorragt (Textfig. 1). Bald darauf, wenn die Segmentierung des Dotters stattgehabt hat, verändert er aber seine Lage, begleitet von einem mit Blastoderm ausgekleideten Kanal. rückt er, offenbar passiv verlagert, in die Tiefe des Eidotters (Textfig. 2). Später aber schließt sich diese Öffnung

wieder vollständig, der Körper liegt im Zentrum des Eies als kreisrunde Kugel. Die Einstülpung glaubt Balbiani mit der zur Amnionbildung führenden Falte des Keimhügels der viviparen Embryonen vergleichen zu dürfen, die ja am gleichen Pole vor sich geht.

So viel Richtiges in den sachlichen Beobachtungen Balbiani's steckt und so groß der Fortschritt ist, den er im Vergleich zu



1 2

Textfigur 1 und 2.

Wintereier von *Drepanosiphum* (*Aphide*). Das Blastoderm läßt bei 1 einen Teil des Pseudovitellus frei. Bei 2 wird der Pseudovitellus in das Innere verlagert (nach Balbiani).

Huxley und Metschnikoff gemacht hat, wenn er die Zellennatur der kleinen, dotterähnlichen Kugeln und selbst ihren Teilungsmodus erkannte [1]), so merkwürdig und auf den ersten Blick phantastisch ist seine Deutung. Die kleinsten Kugeln entsprechen Spermatozoen, die ganze Masse einer männlichen Geschlechtsdrüse, die nicht mehr als solche funktioniert. „Was die geschlechtlichen Tiere anbelangt, so sollen die Hoden der Männchen und die Ovarien der Weibchen nur Modifikationen des weiblichen Teiles des androgynen Apparates der agamen Individuen sein. Der männliche Teil dieser, d. h. die grüne Zellmasse, bleibt ohne eine Veränderung zu erleiden bei den Männ-

[1]) Der Zusammenhang der cellules antipodes mit der masse polaire, den er beschreibt, besteht nicht zu Recht.

chen wohl nur als Zeugnis einer primären Einrichtung, während er bei den Weibchen seine physiologische Aufgabe behält, indem er freilich nur in beschränktem Maße fungiert und die Entwicklung der Geschlechtswerkzeuge des Embryos, welche sehr frühzeitig sich ausbilden, hervorruft.“ Die Spermien des Männchens sollen dann später die Entwicklung des Embryos veranlassen.

Verführt wurde BALBIANI zu solchen Vorstellungen vor allem durch die große Ähnlichkeit des Pseudovitellus, besonders auf Stadien, die ihn am Hinterende des Eies hervorgewölbt zeigen, mit den Polzellen, die vor kurzem METSCHNIKOFF bei *Simulia*, ROBIN bei Tipuliden, WEISMANN bei Chironomiden und Musciden entdeckten und deren Zusammenhang mit den künftigen Geschlechtsorganen schon damals erkannt worden war. Wenn aber unabhängig hiervon bereits eine weibliche Geschlechtsdrüse zu finden war, so konnte sich wohl der Gedanke einstellen, daß das zweite Organ einer männlichen entspreche.

Schon die vorläufige Mitteilung BALBIANI's (1866) rief eine Erwiderung CLAPARÈDE's (1867) hervor, in der er sich den Forschern anschloß, die für eine nutritive Bedeutung des Organes eingetreten waren; außerdem seien die in den grünen „Zellen“ beschriebenen kleinsten Zellen nicht aufzufinden und die beweglichen Körperchen, die die Homologa mit Spermien seien, wohl Parasiten.

Wenn BALBIANI in einer Entgegnung (1867) darauf bestand, daß das Organ kein Dotter sein könne, da es sich ja bei den von ihm untersuchten Wintereiern um sehr dotterreiche Eier handle, bei denen etwas Derartiges viel überflüssiger erscheinen müsse, als bei den kleinen Sommereiern und -embryonen, und da ja im Gegenteil diese Substanz während der Entwicklung nicht aufgebraucht wird, sondern sich sogar beträchtlich vermehrt, so hatte er damit sicher recht.

Das sah auch EM. WITLACZIL ein, dem wir die nächsten Untersuchungen zu unserem Gegenstand danken, eine „Zur Anatomie der Aphiden“ (1881) und eine „Entwicklungsgeschichte der Aphiden“ (1884). Er verließ daher in seiner ersten Arbeit die „Lehre vom Ersatzdotter“ und erklärte den Pseudovitellus für ein — Analogon zu den MALPIGHI'schen Gefäßen. Verführt hat ihn dazu, daß gerade die Aphiden, die das seltene Organ besitzen, die einzige Insektengruppe ist, die keine MALPIGHI'schen Gefäße hat. Daß die Cocciden, bei denen METSCHNIKOFF ein nach dessen Ansicht homologes Organ gefunden hat, MALPIGHI'sche Gefäße besitzen, entkräftet er durch den Hinweis, daß dort das Organ doch recht anders als bei den

Aphiden sei und vielleicht nicht homolog gesetzt werden darf. Die Psylliden aber, bei denen die Ähnlichkeit mit Aphiden groß ist, sollen nach Dufour (1833) nur ganz rudimentäre Gefäße haben.

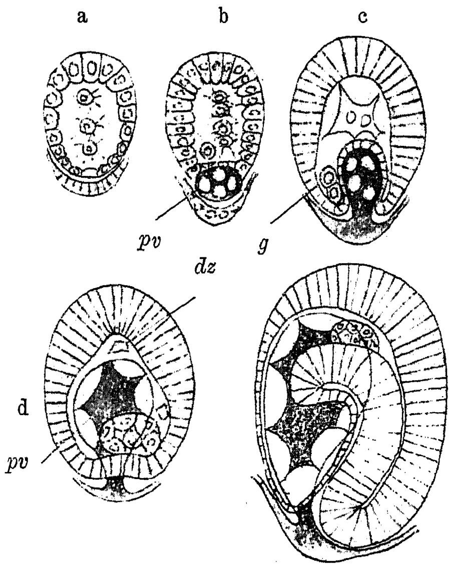
Tatsächliches weiß er wenig hinzuzufügen. Er gibt genauer Lage und Bau an, als seine Vorgänger, wenn er ausführt, daß das Organ seitlich im Abdomen in Form zweier Stränge liegt, die zwischen den dorsoventral verlaufenden respiratorischen Muskeln der Abdominalsegmente sich hinziehen. Im ersten Abdominalsegment beginnend, gehen diese Stränge, zwischen den erwähnten Muskeln sich jedesmal verengend, durch das zweite bis fünfte Segment, um sich ungefähr im sechsten über dem Endarm zu vereinigen.[1]) Nach hinten läuft dort eine Spitze aus, die mit dem Enddarm zusammenhängen soll. Dies und die Angaben von Mark, daß auch *Aspidiotus* und *Lecanium* Malpyghi'sche Gefäße ohne Lumen haben, bestärkte ihn in seiner Hypothese. Von Bedeutung mag noch sein, daß Witlaczil erkannte, daß der Inhalt der Pseudovitelluszellen, der „vollkommen wie Eiweißkörner" aussieht, nicht stets der gleiche ist. Einzelne Zellen, meist an der Peripherie, erscheinen heller, ihre Inhaltskörner größer. Das ganze Organ umhüllen stark abgeplattete Zellen.

Die Kritik, die der Verf. bezüglich der Antipodenzelle Balbiani's gibt, bleibt unklar, da er die diesbezüglichen eigenen Befunde nicht abgebildet hat.

In seiner ausgezeichneten Darstellung der Entwicklungsgeschichte der Aphiden stellt Witlaczil (1884) die Entstehung des Pseudovitellus wesentlich anders dar als Metschnikoff. Ihm lag vor allem — neben zahlreichen anderen Aphiden — *Aphis platanoidis* als Material vor. Auf einem Stadium, wo nach Metschnikoff die Abschnürung des „cylindrischen Organs" vom Embryo erfolgt, zeigt das Eiröhrenepithel am hinteren Pol infolge besonders starkem Wachstum einiger Zellen eine Anschwellung. Von diesen wächst, wie es scheint, nur eine einzige Zelle gegen das Ei und verursacht, da sie sich unter schnellem Wachstum durch Teilung in einen Zellhaufen verwandelt, am hinteren Eipole eine Einstülpung des Blastoderms (Textfig. 3 b, c). Einmal fand der Verf. nur eine einzige große Zelle in dieser, meist aber einen runden verschmolzenen Haufen. Durch einen Stiel bleibt der so entstandene Körper mit

[1]) Dies bezieht sich auf *Aphis pelargonii*, *platanoides*, *sambuci*; *Chaitophorus populi*; *Pemphigus bursarius*. Nur bei *Callipterus tiliae* vereinigen sich die Stämme auf der Grenze des 1. und 2. Abdominalsegmentes.

dem Follikel in Verbindung. Das Protoplasma des Körpers wird früher oder später grünlich, so daß das Gebilde die für den Pseudovitellus charakteristische Färbung bekommt. Je weiter die Masse das Blastoderm vor sich herstülpt, desto dünner werden dessen Zellen an dieser Stelle, während sie an den übrigen Teilen im Gegenteil jetzt besonders hoch werden. Wenn der Pseudovitellus durch sein bedeutendes Wachstum fast die ganze Höhlung des Embryos ausgefüllt hat, schwindet die Blastodermhaut um ihn. Der mit dem



Textfigur 3.
Entstehung des Pseudovitellus in dem vivipar erzeugten Aphidenembryo (*Aphis platanoidis*). a vor der Einwanderung; der Follikel am hinteren Pol des Embryo verdickt. b erste Pseudovitellusanlage (*pv*). c Pseudovitellus durch einen Stiel mit dem Follikel verbunden. Erste Anlage der Gonaden (*g*). d u. e spätere Stadien, *dz* Dotterzelle (nach Witlaczil).

Follikel verbindende Stiel aber bleibt noch lange erhalten. Allmählich treten im Pseudovitellus Zellengrenzen auf, an seiner Oberfläche erscheinen helle, ihn umhüllende Zellen. Innerhalb des Blastoderms ist außer der Genitalanlage nur noch gelegentlich ein Rest der Dotterzellen vorhanden, die Metschnikoff übersehen hatte (Textfig. 3 d).

Nun erfolgt eine zweite Einstülpung an der gleichen Stelle, an der die erste stattfand, die zur Bildung von Amnion und Serosa führt. Durch das Hineinwachsen der den Keimstreifen bildenden

Einstülpung wird der umfangreiche Pseudovitellus bei Seite gedrängt, so daß der aufsteigende Teil des Keimstreifs auf der einen, der durch seinen stielförmigen Fortsatz die Serosa durchbohrende Pseudovitellus auf der anderen Seite liegt (Textfig. 3 e).

Dadurch wird die Darstellung METSCHNIKOFF's in vieler Hinsicht modifiziert. Die erste Anschwellung der hinteren Follikelzellen ist ihm entgangen. Sein cylindrisches Organ, dessen Beziehungen zum Follikel er erkannte, entspricht dem Pseudovitelluswulst, ebenso ist das schwindende „zapfenförmige Organ" nichts anderes als der Stiel, an dem dieser noch lange außerhalb des Embryos festsitzt. Nicht ganz klar erscheint das Auftreten der einen grünen Zelle ohne Verbindung mit dem Follikel. Die Grünfärbung tritt eben relativ spät und inkonstant auf.

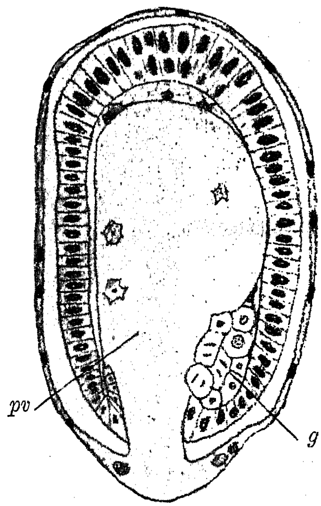
Angesichts einer solchen Entstehung hält WITLACZIL natürlich seine Deutung als MALPIGHI'sches Gefäß nicht mehr aufrecht. Er geht zurück auf die Bezeichnung Pseudovitellus, da man von dem Organ nicht mehr wisse, als daß es dotterähnlich aussehe, ohne Dotter zu sein.

Die unwichtigen Lagebeziehungen des Organs im Laufe der weiteren Entwicklung seien hier übergangen, da sie nur im Zusammenhang mit der übrigen Organogenese darzustellen wären, die uns hier nicht interessiert. Angefügt seien ein paar Angaben über die Färbung des Pseudovitellus, der bei den *Callipterus*-Arten blaßgrünlich, bei *Aphis saliceti* gelblich, bei *Aphis sambuci* dunkelgrün, bei *Dryobius roboris* bräunlichgrün, bei *Pemphigus spirothecae* graulich ist.

Schon 1889 mußten sich die Angaben WITLACZIL's eine Nachprüfung gefallen lassen, die wieder allerlei änderte. „Der eigentliche Sachverhalt liegt ganz anders und weit einfacher." „Von seiner ganzen Darstellung ist nur das eine richtig, daß der sekundäre Dotter vom Follikelepithel seinen Ursprung nimmt", schreibt WILL, der zum ersten Male in ausgedehntem Maße mit Schnitten gearbeitet hat. Er findet auch, daß die entsprechenden Follikelzellen sich vergrößern, da sie sich mit den Eiweißkugeln derart anfüllen, daß ihre Kerne degenerieren. Diese Masse nun dringt in das Dotter und Dotterzellen führende Innere des Embryos ein, ohne das Blastoderm vor sich her zu treiben, wie WITLACZIL gemeint hatte. „Daß es sich dabei nicht um Zellen, sondern lediglich um toten Nahrungsdotter handelt, liegt auf der Hand." Die Dotterzellen und das Plasma des Embryos werden dabei nicht etwa nach

oben gedrängt, sondern von dem vordringenden Strom umflossen, beziehungsweise durchsetzt. Während des ganzen Prozesses der Einwanderung des sekundären Nahrungsdotters ist er durch einen mächtigen, soliden Strang von kernloser Dottersubstanz mit jener Verdickung des Follikelepithels in Verbindung, welche physiologisch einer Plazentenbildung gleichkommen soll, der dem von Witlaczil abgebildeten sehr unähnlich ist, so daß Will zweifelt, ob er überhaupt das gleiche vor Augen hatte (Textfig. 4).

Der Pseudovitellus hatte nun von dem Tage seiner Entdeckung an eine Deutung gefunden als echter Dotter, als nur dotterähnliche, unbekannte Masse, als Rudiment einer männlichen Geschlechtsdrüse und als Malpighi'sches Gefäß.



Textfigur 4.
Vivipar erzeugter Embryo einer Aphide. Fortgeschrittene Pseudovitellusbildung. Pseudovitellus (*pv*) im Zusammenhang mit der hinteren Follikelwanderung. Geschlechtszellanlage (*g*). (Nach Will.)

Eine weitere Komplikation kam in die Frage, als Krassilstschik (1889) von einer Symbiose von Bakterien mit Aphiden berichtete. Er fand bei einer großen Anzahl von Formen (*Lachnus juglandis*, *Aphis mali*, *Aphis sp.* auf Robinia pseudoacacia, *Aphis tiliae*, *Aphis sp.* (auf Polygonum sacharum, *Aphis sp.* auf Atriplex cupreata, *Pemphigus* Zea Mays (?)) stets nur zwischen dem Pseudovitellus und der dorsalen Fettzellenschicht unzweifelhafte Bakterien.[1]) Obwohl die Fettzellen ja auch sonst im Körper weit verbreitet sind, findet man die Bakterien doch nur dort, wo das Pseudovitellusgewebe unterliegt. Nie treten sie in eine der beiden Zellsorten über. Die Form der Bakterien ist verschieden bei den einzelnen Species, innerhalb dieser aber konstant. So messen sie bei *Lachnus juglandis* 10 μ in der Länge, 1,5 μ in der Breite, bei *Aphis tiliae* 1,5 μ in der Länge, 0,3—0,5 μ in der Breite. Am riesigsten sind sie bei *Pemphigus* Zea Mays (?), 2 μ Breite, 4—10 μ in der Länge. Bei *Aphis platanoides* (?) fand sich im Körper nichts, dagegen war der Darm, der bei allen

[1]) Eine Anzahl anderer Aphiden wurde ohne Erfolg untersucht, doch meint der Verf., daß bei der Kleinheit der Objekte dieser negative Befund nichts aussage.

anderen Tieren völlig frei ist, vollgestopft von einem äußerst kleinen Bakterium.

KRASSILSTSCHIK ist der Herkunft der Organismen nachgegangen. Der nahliegende Gedanken, daß es sich um eine Infektion von Parasiten durch die Haut oder die natürlichen Öffnungen der Tiere handle, mußte dabei fallen gelassen werden, denn es zeigte sich, daß bereits sämtliche Embryonen im Mutterleib auf frühen Stadien infiziert werden: „Dans le dos futur et sous la serosa on peut voir d'une manière on ne peut plus claire une couche continue de bacilles qui croissent en fils puissants de Leptothrix.“ „Les bacilles restent clos, dans le jeune puceron, au-dessous de l'hypoderme et au-dessus du pseudo-vitellus et de l'appareil génital embryonnaire.“ Später zerfallen die Fäden in die einzelnen Stäbchen.

Bei der einen Form, die die Bakterien im Darm aufwies, fand sich durchweg auch der Darm der sämtlichen Embryonen im Mutterleib damit erfüllt.

Bei der Überlegung über den Wert der Erscheinung scheidet KRASSILSTSCHIK die Deutung als Saprophyten oder Parasiten aus. Er gibt ihnen die Bezeichnung „Biophyten“ und will damit sagen, daß es sich um nicht nur harmlose Commensalen, sondern um eine Art Symbionten handeln müsse. Den Nutzen des Zusammenlebens kann er natürlich nicht angeben, aber er erscheint ihm „évident“. Möglicherweise sei die Existenz des Pseudovittellus bedingt durch die Bakterien, mit dem sie in Korrelation erscheinen. Nie war von einer Schädigung der Tiere bezüglich ihrer Organsysteme oder ihrer Vermehrungstätigkeit etwas zu bemerken.

Zum Schluß fügt KRASSILSTSCHIK an, daß es ihm gelungen sei, die Bakterien zu kultivieren; dies teilte er dann auch noch 1900 auf einer Versammlung russischer Naturforscher ausführlicher mit.

1892 berichtet CHOLODKOWSKY, daß er auf Schnitten durch *Lachnus*-Männchen außer den Pseudovitelluszellen an den Grenzen des Fettkörpers Zellen gefunden habe, deren körniger Inhalt auch den Gedanken an Bakterien nahe lege, widerruft aber diese Vermutung auf die Erklärung einiger Botaniker hin in einer Nachschrift, sicher mit Recht.

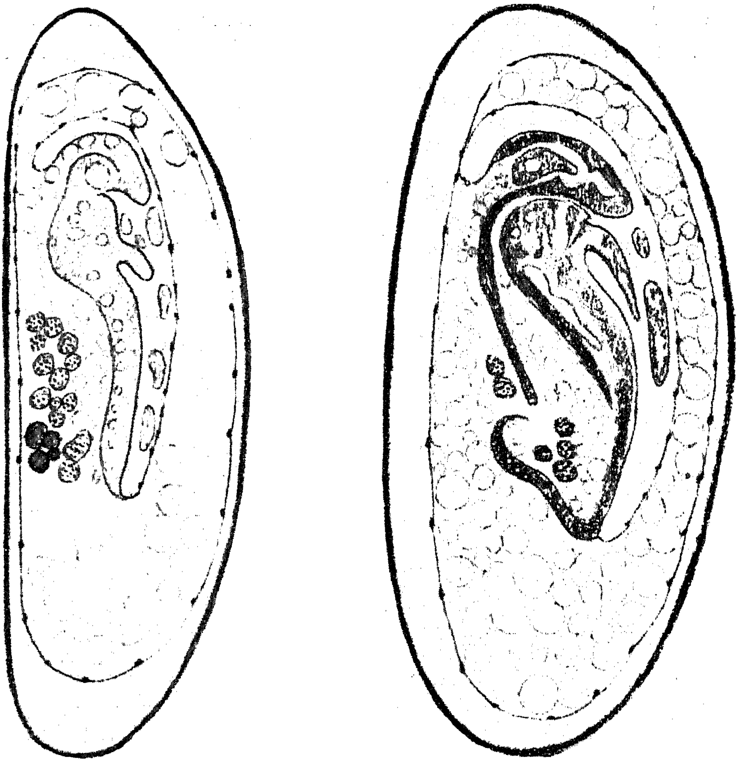
Im gleichen Jahre teilt KRASSILSTSCHIK mit, daß er auch bei *Phylloxera* (Wurzelform) Pseudovitelluszellen gefunden habe in Form sehr großer, massiger Zellen und feinkörnigem Protoplasma. In frischem Zustand seien sie gelblich, bilden aber kein zusammenhängendes Organ, wie die echten Aphiden, sondern sind im Fett-

gewebe zerstreut. Dreyfus bezweifelt aber (1894) die Existenz des Pseudovitellus, in seinen Mitteilungen, die auch sonst eine sehr scharfe Kritik der Angaben Krassilstschik's bedeuten. Dazu kommt, daß Witlaczil schreibt, daß er bei *Phylloxera quercus* keinen Pseudovitellus gefunden habe. Wenn Krassilstschik als Beweis für seine Ansicht die merkwürdigen Gebilde anführt, die Balbiani für die Eier der Rebläuse entdeckte, so ist diese Homologisierung nicht gestattet. Denn jenes mit Zellen überzogene Stielchen, das am hinteren Pol in jedes Ei ragt, nimmt keinen Anteil an der Entwicklung, sondern ist noch in der leeren Eischale erhalten. Es bleibt somit sehr wahrscheinlich, daß die den Aphiden ja auch sonst anatomisch etwas ferner stehende *Phylloxera* des Pseudovitellus entbehrt.

Die in erster Linie systematische Arbeit Al. Mordwilko's „Zur Fauna und Anatomie der Familie der Aphididen" (russisch) (1894—1895) enthält in ihrem Kapitel über den Pseudovitellus nichts Neues. Dagegen können wir aus der Monographie Flögel's (1904—1905) über die Johannesbeer-Blattlaus, *Aphis ribis* L., noch einige Details zu unserer Kenntnis des rätselhaften Organs nachtragen. Er bildet zum ersten Mal Schnitte durch ein in der Entwicklung etwas fortgeschrittenes Winterei ab, aus denen das weitere Schicksal der kugelrunden Pseudovitelluskugel, wie sie Balbiani's Untersuchungen verlassen haben, zu entnehmen ist. Als lockerer rundlicher Haufen liegt er von den Ovarien kopfwärts über der mächtigen Bauchmarkanlage, zu einer Zeit, wo die Extremitäten schon wohl entwickelt sind. Zurzeit der Herstellung der Kontinuität des Darmtractus wird er in Zellen oberhalb und unterhalb desselben zerteilt (Textfig. 5, 6). Weiter werden auf einer Figur in den „Eiweißkugeln" die Kerne Balbiani's abgebildet, aber nicht weiter berücksichtigt, da Flögel zur Frage nach dem Zellenwert dieser Körper überhaupt keine Stellung nimmt, sondern die Hypothese von der ernährenden Funktion für das wahrscheinlichste hält. — Angefügt sei noch, daß im Spätherbst sich „Greisinnen" fanden, agame Weibchen, die eine völlige Destruktion der Embryonen erlitten haben, derart, daß die Ovarien stark rudimentiert waren, der ganze Leib dagegen mit Fettmassen erfüllt und kein Pseudovitellus mehr konstatiert werden konnte.

Henneguy bringt endlich noch (1904) unveröffentlichte Figuren des verstorbenen Balbiani, die die Entstehung des Pseudovitellus im parthenogenetischen Embryo illustrieren. Wieder lauten die Angaben dahin, daß das Follikelepithel dabei in einer merkwürdigen Weise eine Rolle spielt und daß der Pseudovitellus eine von außen

in den Embryo hineingewachsene Masse darstellt. Am hinteren Ende des Follikels bildet sich eine beträchtliche sackförmige Anschwellung, von der aus nach Vollendung der Blastodermbildung zunächst wieder (wie in der oviparen Generation) nur eine Zelle einwandern soll (auf den Zeichnungen nicht sichtbar). „Cette cellule



6

Textfigur 5 u. 6. Embryonen von *Aphis ribis* L.

Fig. 5. Vor der Darmbildung, die Pseudovitelluszellen granuliert, die Geschlechtszellen dunkel. Fig. 6. Die Pseudovitelluszellen werden durch den Darmtraktus in zwei Teile getrennt. (Nach Flögel.)

augmente de volume, et se couvre de petites cellules-filles nées probablement par bourgeonnement. Il en résulte, à la partie postérieure de l'embryon, la formation d'une sorte de champignon, implanté par son pied dans la protubérance épithéliale, et dont le chapeau refoule la masse vitelline.“ Wiederum wird diese Masse als noch lange mit einem Stiel an der Hülle des Embryos verankert bezeichnet.

Henneguy räumt ein, daß die Anschauungen Balbiani's von einer Art Befruchtungsvorgang, die Deutung des Pseudovitellus als „masse androblastique", heute unhaltbar sind, aber obwohl sich ihm die Ähnlichkeit der im Pseudovitellus eingeschlossenen Körperchen mit den Bakterioiden der Blattiden [1]) selbst aufdrängt, bleibt er doch dabei, beides könnten Krystalloide sein.

„En résume, il est impossible, actuellement de se pononcer sur la véritable signification de la masse polaire et de la masse verte des Aphidiens, dont l'existence et l'évolution constituent la particularité la plus remarquable de la ontogénie de ces Insectes."

Erst 1910 wurde dem Pseudovitellus seine unzweifelhaft richtige Stellung eingeräumt, als Pierantoni und Šulc unabhängig voneinander, ersterer zeitlich etwas früher, erklärten, daß in den kleinen runden Komponenten des Pseudovitellus Pilze zu sehen seien, die in gesetzmäßigem Abhängigkeitsverhältnis von der Aphide leben. Pierantoni konnte Kulturen der Organismen auf Kartoffeln züchten, beobachtete, daß sie sich hantelförmig zerschnürend teilen, was allerdings schon Balbiani (1871) gesehen hatte und teilt mit, daß in den Kulturen für Saccharomyceten typische Sproßverbände auftreten. Entsprechend den verschiedenen Farben der Pilze am Wirtstier bekamen die Kulturen grüne, gelbe, rötliche Töne.

Auch Šulc schließt die Körper der von ihm aufgestellten Reihe von Symbionten an, erklärt sie ebenfalls für Saccharomyceten und nennt die Form aus *Aphis amenticola* Schizosaccharomyces aphidis n. sp.; sie ist kreisrund, wie ihre Verwandten, trägt hier und da eine Vacuole in sich, teilt sich quer, nicht immer in gleiche Teile. Šulc konnte auch bei Chermiden Symbionten nachweisen, von denen Henneguy (1904) behauptet hatte, daß ihnen ein Analogon zu dem Pseudovitellus fehle. Sie leben auch hier in eigenen Zellen und sind bei den einzelnen Arten ziemlich verschieden. Šulc beschreibt einen Schizosaccharomyces Chermetis strobilobii n. sp. und einen Schizosaccharomyces Chermetis abietis n. sp.

Mit dieser Deutung fällt Licht auf die vielgestaltigen Angaben über die Entstehung des Körpers, in denen wir immer wieder auf eine Mitwirkung der außerhalb des Eies bzw. der Embryonen gelegenen Gewebe (Follikel, Antipodenzelle usw.) gestoßen sind. Es steht aber die Untersuchung noch aus, wie weit nun unter dem neuen Gesichtspunkt einer Infektion diese Angaben sich klären.

[1]) Siehe dieses Kapitel.

2. Der Pseudovitellus der Cocciden.

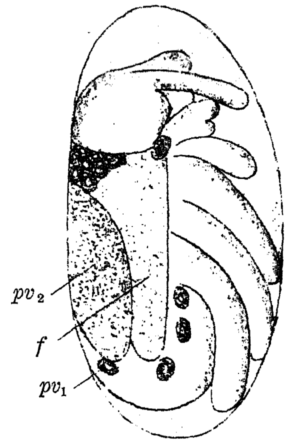
Bei den Cocciden geht die Geschichte der Symbionten noch etwas weiter zurück als bei den Aphiden. LEYDIG berichtet 1854 in seinen Beiträgen zur Anatomie von *Coccus hesperidum* anhangsweise, daß er in der Leibeshöhle fast aller erwachsenen Individuen eigentümliche Körperchen in größter Menge fand, die durchaus an Pseudonavizellen erinnerten. Es sind spindelförmige, scharfumrissene Gebilde von 0,004 mm Länge, die nie in Zellen eingeschlossen sind. Mit gewohnter Gewissenhaftigkeit schildert er ihre Vermehrungsweise: die eine Spitze wächst etwas in gerader Richtung, dann verdickt sich dieser Fortsatz zu einem birnförmigen Körperchen. Während es wächst und die Gestalt des Mutterindividuums annimmt, biegt es in einem Winkel zu diesem ab. Wenn es die Größe des Ausgangstieres erreicht hat, löst es sich.

METSCHNIKOFF erweiterte dann 1866 in seinen embryologischen Studien die Kenntnis der Cocciden, indem er zum ersten Male Entwicklungsgeschichtliches bringt. Sein Objekt ist *Aspidiotus nerii*, die auf den Blättern des Oleander schmarotzeude Form. Sie ist vivipar, die Verhältnisse liegen also wie bei den Aphiden. Dementsprechend treten auch erst nach Bildung eines Blastoderms die Zellen auf, die hier unzweifelhaft dem Pseudovitellus homolog sind. Mit der Amnion und Serosa bildenden Einstülpung des Blastoderms rücken Zellen ins Innere mit anfangs farblosem, granuliertem Plasma. Bald wird dieses jedoch braun. Außer durch die Farbe unterscheiden sie sich von denen der Aphiden dadurch, daß sie kein geschlossenes Gewebe bilden, sondern ganz zerstreute Zellen, und daß sie „eine rückschreitende Metamorphose erfahren, infolge deren sie sich ganz auflösen“. Die Zellen füllen sich mit schwarzen Körnchen, verlieren dabei ihren Kern; die Reste verschmelzen zu größeren Komplexen und erscheinen nur noch als feinkörnige Massen, die sich endlich im ganzen Körper des Tieres verbreiten, so daß die letzten Spuren des „zelligen Dotters“ verschwinden. Hätte hier METSCHNIKOFF an die ergänzende Beobachtung LEYDIG's an ausgewachsenen Tieren angeknüpft, so hätte er vielleicht den Schlüssel zu der Erscheinung gefunden (Textfig. 7).

LEYDIG kommt 1860 in seiner Naturgeschichte der Daphniden nochmals auf jene Körper aus Coccus zurück und identifiziert sie

mit dem von LEBERT beschriebenen Erreger der Seidenraupenkrankheit, *Pachistophyton ovatum.* Wenn er meint, daß es der gleiche Organismus ist, den er gelegentlich in verschiedenen Cladoceren und den Muskeln der Spinnen gefunden hat, so geht er mit der Identifizierung wohl zu weit. LEBERT und NAEGELI hielten dafür, daß es sich um eine einzellige Alge handle, LEYDIG vergleicht die Form mit psorospermähnlichen Gebilden.

MARK's Beiträge zur Anatomie und Histologie der Cocciden (1877) berühren die LEYDIG'schen Körperchen nicht, wohl aber die Studien PUTNAM's an *Pulvinaria innumerabilis* (1877) [1]), die uns eine weitere wichtige Mitteilung bringen, deren Bedeutung wir allerdings wieder erst von dem heutigen Stand der Kenntnisse aus beurteilen können. PUTNAM findet in seinen Tieren Körper, die bald oval, bald an einem Ende spitz ausgezogen sind. Im Innern lassen sich Körnchen darstellen, die eine Randzone freilassen. Besonders liegen sie an den Ovarien in Menge. Wenn die Nährkrone der einzelnenEier erschöpft ist und degeneriert, erscheinen in ihr eine Anzahl derselben, des weiteren aber auch unter dem Chorion, zwischen ihm und dem Dotter. Häufig konnte der Untersucher 5—20 und mehr der Organismen dort finden. Wir werden in der Folge sehen, daß damit tatsächlich die Infektion des Eies beobachtet wurde, die bei einem Teil der Cocciden, im Gegensatz zu Aphiden und anderen am vorderen Pol vor sich geht. PUTNAM nimmt an, daß die „Pseudonavicellen" vielleicht durch Risse durchs Chorion dringen, die im Zusammenhang mit dem Verfall der Nährkrone entstehen. Anfangs glaubte er, daß es sich um Spermatophoren handle und daß die Körnchen in ihnen den Spermien entsprechen, die auf diese Weise befruchten. Er kommt aber wieder



Textfigur 7.
Vivipar erzeugter Embryo von *Aspidiotus nerii.*
pv_1 = Pseudovitelluszellen mit braunem Inhalt.
pv_2 = aus diesen entstandene nicht-zellige Masse.
f = Fettgewebe.
(Nach METSCHNIKOFF.)

[1]) S. DUMAN PUTNAM, Biological and other notes on Coccidae I. in: Proc. Davenport Acad. nat. Sc. vol. 2 1877, nicht 1880, wie bei CARUS, in: Zool. Jahresber. zu finden ist, was wohl der Ausgangspunkt der gleichen falschen Angaben von MONIEZ und VEJSDOVSKY (1906) ist.

davon ab und kann sich auch mit der LEYDIG'schen Bezeichnung „Pseudonavicellen“ nicht befreunden.

BALBIANI stellt die Körper in den Leçons sur les Sporozoaires (1887) zu den Microsporidien, LABBÉ (1899) im Tierreich unter die Sporozoa incerta.

Neu studiert wurde das LEYDIG'sche Objekt (1887) von MONIEZ. Er fand die Organismen im Blut aller Individuen zu allen Alterszeiten. Sie haben nichts zu tun mit den Seitenraupenparasiten und ebensowenig mit Microsporidien. MONIEZ teilt mit, daß eine Conidienbildung zu beobachten ist, wobei die Conidien sitzend sein können oder ein Stielchen besitzen. Oft sitzen zwei an einem Mutterindividuum. Die Mycelien können eine Anzahl Einschnürungen aufweisen, die Conidien homolog sein sollen und so eine Länge von 50 und 60 μ erreichen.

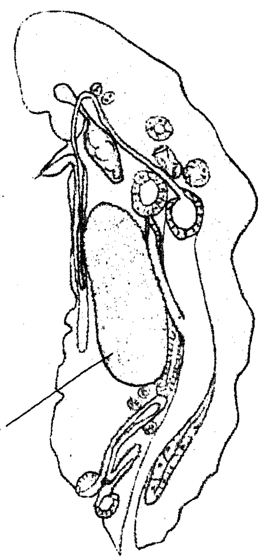
Weiterhin finden sich Ascosporen, wenn auch recht selten, ihre Form ist variabel, manchmal sind sie bis 40 μ und mehr lang, sie sind voll von länglich ovalen Sporen. MONIEZ gibt dem Pilz den Namen *Lecaniascus polymorphus.*

Die Differenzen zwischen diesem Lecaniascus und dem bisher bei Cocciden Beschriebenen sind aber so groß, daß es wahrscheinlich erscheinen muß, daß es sich um verschiedene Dinge handelt. Es handelt sich möglicherweise um eine Masseninfektion lediglich parasitischer Natur, wie solche ja auch sonst wiederholt beschrieben worden sind. METSCHNIKOFF hat in *Daphnia magna* (1884) Sproßpilze beobachtet (Monospora bicuspidata), BÜTSCHLI beschrieb einen Pilz aus einem freilebenden Nematoden (*Tylenchus pellucidus*, 1876), BALBIANI erwähnt Saccharomyceten im Blut von *Blatta* (1886), MERCIER Hefen im Körper der *Blatta* (1906).

Es schließen sich in der historischen Entwicklung unseres Gegenstandes BERLESE's Mitteilungen über *Dactylopius* an (1893). In einer Arbeit, die mir unzugänglich geblieben war, beschreibt er in kurzen Zügen ein ovales Organ („corpo ovale“, „corpo giallo“) von orangeroter Farbe. Es liegt als voluminöse Masse unpaar unter dem Darm auf der Bauchseite, etwa ein Drittel von der gesamten Tierlänge betragend. Ich gebe eine Abbildung (Textfig. 8) aus dem Insektenwerk BERLESE's, der dort hinzu schreibt: „per la struttura le cellule differiscono grandemente dal restante tessuto adiposo, sebbene esse pure contengano abbondanti riserve di grasso assieme ad altre d'altra natura. Si retiene che si tratti di una speciale differenziazione del tessuto adiposo a scopo di articolare deposito di sostanze nutritive plastiche“ und erwähnt noch, daß das merkwürdige Organ beim

Weibchen größer sei, als beim Männchen. In der Folge hat sich, wie wir sehen werden, auch dies als ein Pilzorgan herausgestellt.

P. Lindner (1895) beobachtete in einer Schildlaus der Myste (*Aspidiotus nerii*) Organismen, die er mit Sicherheit für Hefepilze erklärte (*Saccharomyces apiculatus* var. *parasiticus*). Sie haben große Ähnlichkeit mit den von Leydig u. a. beschriebenen Formen. Wichtig ist an dieser kurzen Mitteilung außer dieser systematischen Einordnung die Beobachtung, daß die Eier der Tiere bereits infiziert werden und zwar am hinteren Pol, also nicht an der von Putnam beschriebenen Stelle; denn tatsächlich stellte sich in der Folge heraus, daß bei den Cocciden diese beiden Modi vorkommen. Die verschiedensten Versuche, die Hefe zu züchten, schlugen fehl, obwohl der Untersucher ein Gährungstechniker von Fach ist.



Textfigur 8.
Sagittaler Schnitt durch *Dactylopius citri*. *cg* = corpo giallo (dem Pseudovitellus entsprechendes unpaares Organ.) (Nach Berlese.)

Die Mitteilungen über solche Symbionten mehrten sich nun immer mehr bei den Cocciden. Königsberger und Zimmermann (1901) beschreiben sie aus *Lecanium viride.*[1]) Berlese (1905) fand sie bei *Ceroplastes rusci* und gelangt zu künstlichen Kulturen. Die Umrisse der *Oospora saccardiana* Berl. sind ähnlich dem *Saccharomyces apiculatus* und damit dem von Leydig beschriebenen Pilz, länglich oval, oder an einem Ende spitz (zitronenförmig) und variabel nach den Altersstadien der Tiere. In jungen Larven sind sie im allgemeinen kleiner, als in erwachsenen Tieren. Während im Wirtstier nie eine Mycelbildung zu betrachten ist, tritt diese sofort auf künstlichen Nährböden auf (besonders geeignet Gelatine). Der Pilz ist sauerstoff bedürftig. Berlese schätzt die Zahl der Individuen in einem Tier auf 60—70 Tausend (Textfig. 18).

Auch bei *Kermes quercus* L. und *Physokermes abietis* konnte Šulc 1906 ganz ähnliche Organismen nachweisen. Im ersteren Fall haben sie eine schlankere Form als bei *Ceroplastes rusci*, sind an einer Seite

[1]) in: Mededeel. uit Slands Plantentuin vol. 44 Batavia 1901, mir unzugänglich.

spitz, an der anderen rund, oder an beiden spitz, der Kern ist fast so groß wie der quere Durchmesser des Pilzes. Die Vermehrung geht durch einzelne, terminale Knospung vor sich. Selten kommen Schläuche mit 2,3 Kernen vor (*Kermincola kermesina* ŠULC). Bei *Physokermes* handelt es sich um eine andere Species (*K. physokermina*) von gedrungener, meist tränenförmiger Gestalt. ŠULC teilt dies ohne Berücksichtigung der Literatur mit (Textfig. 19, 20).

VEJDOOSKY hat jedoch Bemerkungen zu dieser Mitteilung geschrieben (1906), die eingehende Angaben über den Bau der Organismen enthalten, auf die wir später noch werden zu sprechen kommen. Er weist ferner Analogien in der Literatur nach und konstatiert, daß sich die Pilze, die er entschieden für Saccharomyceten erklärt, nicht nur, wie ŠULC angab, in der Lymphe, sondern in Menge auch in den Fettzellen finden, die durch eine allzu heftige Invasion sogar zugrunde gehen können. Es wird über die Bedeutung der Gedanke ausgesprochen, daß sie darin liege, daß die Pilze am Ende der Entwicklung die Substanzen der Mutter aufzehrten, um diese so zu dem schützenden Schild für die Nachkommen geeignet zu machen.

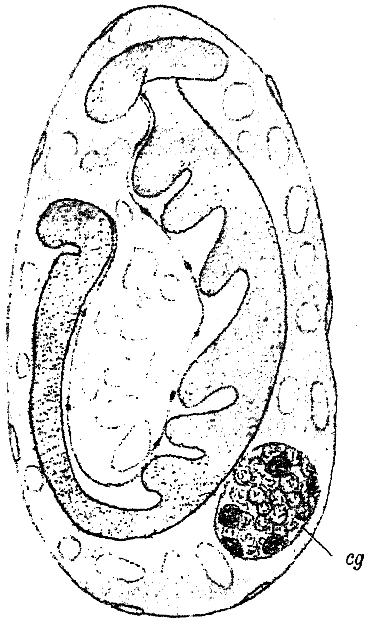
STEHLIK fand in den Geweben einer anderen Coccide, *Pulvinaria ribesiae*, viel kleinere Organismen als ŠULC in Massen (unveröffentlicht; nach VEIDOVSKY).

A. CONTE und L. FAUCHERON berichteten dann 1907 ohne jede Rücksicht auf die bisher gemachten Funde (1907) über Hefen im Fettkörper verschiedener Cocciden. (*Lecanium hemisphaericum*, *Lec. oleae*, *Lec. hesperidum*, *Pulvinaria floccifera*). Die Formen [1]) sind ähnliche wie schon beschrieben. Von Bedeutung ist, daß auch in künstlichen Kulturen, die mit verschiedenen Böden gelangen, nie Mycelien auftraten, wohl aber in alten Stämmen Enzystierungen, die denen glichen, die die Autoren in abgestorbenen Tieren antrafen. Weiterhin fanden auch sie die Bilder wieder, die PUTNAM schon 1877 bei einer Pulvinarie abbildete, die die Pilze unter dem Chorion der Eier und gelegentlich auch mitten im Dotter zeigen und deuteten sie jetzt richtig als den Modus der Infektion der Nachkommenschaft. Sie sprechen sich für eine Symbiose aus, die eine physiologische Bedeutung hat. [2])

[1]) Bezieht sich alles auf *Lec. hemisphaericum*; die übrigen wurden nur flüchtig untersucht und etwas anders befunden.

[2]) 1907 veröffentlichte P. LINDNER in der „Wochenschrift für Brauerei" einen Aufsatz, in dem er — ausgehend von dem Vorkommen „parasitischer" Hefen in Schildläusen des Epheus — hierin eine Möglichkeit sieht, durch Auspflanzen von damit behaftetem Epheu in Nonnengebieten die Nonnenraupen mit dem Pilz zu

Es bleiben uns noch vier Mitteilungen von PIERANTONI (1909 [*Icerya purchasi*], 1910 [*Dactylopius citri*], 1910 [*Icerya, Dactylopius, Coccus cacti*], 1910 [*Icerya*]), die eine Anzahl interessanter Fakta mitteilen. Die Angaben BERLESE's über *Dactylopius* konnte er vor allem — abgesehen davon, daß er ihnen die richtige Deutung gab — dahin vervollständigen, daß er die Infektion beobachtete. Es geschieht diese, wie es schon vor ihm PUTMANN beschrieben und abgebildet hatte (1877!) und A. CONTE und L. FAUCHERON (1907), wie eben erwähnt, bestätigten,[1]) derart, daß die Organismen in der Region zwischen Nährzellgruppe und Ovocyte eindringen, und sich von dort in letztere begeben. Gewöhnlich finden sie sich nur in den Zellen des Mycetoms und zwar in eigenen, mit einer Membran umschlossenen Bläschen, die den Kern einbuchten; sie besitzen eine längliche Form. Es infizieren nun nicht einzelne Individuen, sondern etwa 20 solcher cystenartiger Gebilde, die durch Platzen in die Leibeshöhle gelangen. Im ungefurchten Ei bilden sie eine rundliche Masse, die frei im Dotter liegt. Auch bei der Entwicklung des Eies behält sie lange die unabhängige Lage bei, nur daß frühzeitig embryonale Zellen sie umhüllen und in sie eindringen; sie liegt in der Dorsalregion des Tieres, wird schließlich in die Leibeshöhle eingeschlossen und stellt dann den unpaaren Körper der Imago dar (Textfig. 9). Es ist PIERANTONI nicht gelungen, das Organ in männlichen Tieren wiederzufinden, so daß es möglich ist, daß es diesen fehlt oder wenigstens in schwächerem



Textfigur 9.
Embryo von *Dactylopius citri*.
cg = corpo giallo, das pilzführende Organ. (Nach PIERANTONI.)

infizieren und sie so zu bekämpfen!! LINDINGER macht gelegentlich eines Referates dieser merkwürdigen Mitteilung darauf aufmerksam, daß die von *Sacchar. apiculatus* var. *parasiticus* bewohnten Tiere keine *Aspidiotus nerii* sein könnten, wie LINDNER meinte, sondern daß es sich um ein *Lecanium* handelt.

[1]) PIERANTONI sind beide Arbeiten entgangen.

Maße entwickelt ist. Von den Symbionten glaubt er, daß es wahrscheinlich Bakterien sind.

Die andere Coccide, mit der er sich beschäftigte, zeigt teilweise recht verschiedene Verhältnisse. *Icerya purchasi* besitzt wie *Dactylopius* Mycetome, aber zwei, zu beiden Seiten des Darmes, von gelblicher Färbung, und hat außerdem noch die gleichen Organismen, die im Mycetom leben, in der Leibeshöhle und zwischen den Eischläuchen. Hier dringen sie aber am hinteren, vegetativen Pol in die Follikelzellen und von da in das Ei selbst ein, so daß hundert bis hundertzwanzig runde oder längliche Körperchen dicht an der Peripherie des reifen Eies zu finden sind.[1]) Bei der Embryonalentwicklung verhält die Masse sich ähnlich wie bei *Dactylopius*, nur wird sie später in zwei Teile zerlegt. PIERANTONI bezeichnet die Eintrittsstelle als Mikropyle und stützt darauf noch zu erwähnende Vermutungen.

Interessant ist, daß die Organismen sich bald nach der Blastodermbildung verlängern und schlauchförmig sich dicht durchflechten sie erfüllen nun kleine Syncytien, die in ihrer Gesamtheit von einem Epithel überzogen sind. PIERANTONI sieht darin den Ausdruck einer regen Vermehrungstätigkeit. Wenn die Larve ausgeschlüpft ist, wachsen die beiden Teile des Organs in die Länge. „Allora per un nuovo processo che va interpretato come una esagerazione del normale processo di divisione, i blastomiceti assumono forma molto allungata, quasi di minuscoli vermi, che poi si frammentano in tanti pezzetti di cui ciascuno va a formare un nuovo individuo."

So entstehen sehr zahlreiche rundliche und längliche Gebilde, die sich dann im erwachsenen Tier ausschließlich finden. Ein Teil von ihnen tritt durch das Epithel nach außen, wird dabei merkwürdigerweise etwas größer und viel intensiver färbbar. So findet man die Organismen stets in der Leibeshöhle und bei der Infektion. Die runden Zustände teilen sich mittendurch. In den Kulturen dagegen, die PIERANTONI mit künstlichen Nährböden gelangen, trat typische Knospenbildung auf, wie er sie im Wirtstier nur selten, vor allem in der Leibeshöhle beobachtete.

Auch bei *Coccus cacti* fand der gleiche Autor sehr zahlreiche Mycetocyten, das Männchen soll wiederum keine besitzen. PIERANTONI will die Form weiter studieren und denkt an die Möglichkeit, daß die Mikroorganismen hier einen Anteil bei der Farbstoffbildung besitzen.

[1]) Die Infektion geschieht also hier wie bei LINDNER kurz beschrieben (1895). PIERANTONI ist das entgangen.

Šulc (1910) hat auch eine Anzahl Cocciden untersucht. Er teilt uns mit, daß die Orthezinen sehr kleine, bakterienartige Organismen bewohnen. Die Coccinen haben konzentrierte Mycetome, im Gegensatz zu Pierantoni findet er sie in beiden Geschlechtern. Die Lecaninen beherbergen Pilze in der Lymphe und in zerstreuten Zellen, die Diaspidinen haben zerstreute Mycetocyten, aber keine freien Pilze.

3. Der Pseudovitellus der Aleurodiden.

Diese merkwürdige Insektengruppe, in der man ein Bindeglied zwischen Aphiden und Cocciden sehen darf, entbehrt auch nicht eines Analogons zu den Symbionten dieser beiden Gruppen, besitzt aber, wie meine Untersuchungen lehren werden, gewisse, nur ihr eigentümliche Charakteristika. Den ersten Hinweis auf das betreffende Organ finde ich bei Signoret (1867), der als erster den Tieren mehr Aufmerksamkeit schenkte. Er schreibt (p. 370): „Les œufs sont ovalaires, allongés et pédonculés, jaunâtres au moment de la ponte, laissant voir par transparence l'embryon se former et un corps jaune que nous voyons persister dans les larves.“[1]) Ich gebe die primitive Figur hierzu wieder (Textfig. 10), die die Symbionten, die, wie ich fand, den gelben Körper darstellen, unabhängig vom Keimstreif im Dotter liegend zeigt. An weiteren Angaben findet sich nichts in der Literatur, abgesehen von dem lediglichen Vermerk, daß auch diese Tiere einen Pseudovitellus besitzen. Auch Šulc erwähnt lediglich, daß er bei *Aleurodes proletella* Mycetocyten gefunden habe.

Textfigur 10.
Embryo von *Aleurodes* über dem Keimstreif die Pseudovitellusanlage.
(Nach Signoret, 1867.)

4. Der Pseudovitellus der Psylliden.

Daß auch *Psylla crataegi* des Pseudovitellus nicht entbehre, wies Metschnikoff (1866) zuerst nach.[2]) Hier wird das Ei unentwickelt abgelegt, so daß wir den Wintereiern der Aphiden analoge Zustände antreffen. „Während das Ei im Wachstum begriffen ist, erfährt der unterste Teil der Keimfachwandung folgende Veränderung. Die

[1]) Von mir gesperrt.
[2]) Leider ohne jede Abbildung.

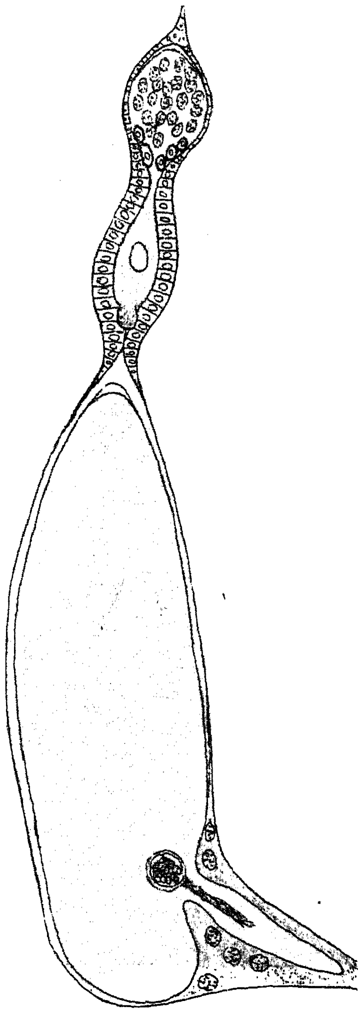
früher so deutlich differenzierten cylindrischen Zellen des bezeichneten Teiles fangen an miteinander zu verschmelzen, wobei sie ihre Kerne und Kernkörperchen verlieren und schlechtweg in eine strukturlose Masse übergehen. Diese Masse wird scharf von den seitlich liegenden, sehr deutlichen Zellen begrenzt und nimmt bald eine mehr abgerundete Gesamtform an. Allmählich gestaltet sie sich zu einem kugelförmigen Körper, welcher nun mehr und mehr seine Lage verändert, indem er sich in die Höhe schiebt und dabei von dem feinkörnigen an der Peripherie des Eies liegenden Dotter umgeben wird. In gleicher Zeit wird eine derartige Veränderung in der Zusammensetzung des runden Körpers bemerkbar, daß dieser aus einer Anzahl Eiweißkörperchen bestehend erscheint. — Es erweist sich also mit absoluter Bestimmtheit, daß der runde Körper, welcher die erste Anlage des sekundären Dotters darstellt, einen umgewandelten Teil eines Keimfachwandungsabschnittes repräsentiert und daß er uns also zum ersten Male mit solchen Gebilden bekannt macht, welche nicht aus dem Ei, sondern aus einem Teile des mütterlichen Körpers ihren Ursprung nehmen". Dieser Körper findet sich schon in den Eiern, die erst etwa die Hälfte ihrer definitiven Größe erreicht haben.

Wenn das Blastoderm sich gebildet hat, erscheinen auch Kerne in dem Körper, der durch eine ihn einhüllende Körnerschicht ein rötliches Aussehen bekommt. Später tritt das „runde Organ" in das noch mit Dotter gefüllte Abdomen über und wird in das untere Körperende eingeschlossen. Dabei nimmt es an Größe, besonders an Breite zu. In den spätesten Phasen des embryonalen Lebens teilt sich das Organ in jederseits drei Lappen. Die runden Zellen besitzen deutliche Grenzen. Zwischen ihnen und außen um das ganze Organ liegt eine feinkörnige, braunrote Substanz.

Bei den Larven nimmt die Größe weiter zu, bei den Imagines werden die Zellen nicht mehr von den bisherigen Eiweißkörperchen erfüllt, sondern enthalten eine stark lichtbrechende fettartige Substanz. Die nahe Lage der Geschlechtsorgane bestärkt Metschnikoff in seiner Ansicht, daß diese als Fortpflanzungsmaterial zu gelten habe.

1885 bestätigte diese Angaben Em. Witlaczil in einer Untersuchung über die Anatomie der Psylliden, die sich auf eine Anzahl Formen bezieht. Überall fand sich der große gelappte Körper, eng mit Darm und Geschlechtsorganen verknüpft. Auch er findet immer zwei verschiedene Zellsorten, von denen die eine rötlich gefärbt ist, die anderen, größeren, hell und sehr feinkörnig sind, mit kaum zu unterscheidenden Zellgrenzen. Auf manchen Schnitten aber, so bei

Larven von *Troiza urticae* und bei Imagines von *Psylla buxi* und *försteri*, fand er die Zellen des Pseudovitellus gefüllt mit mehr oder weniger großen Bläschen, die ähnlich solchen durch Fettextraktionen entstandenen erschienen. Wie sein Vorgänger konnte er am hinteren Pol der Eier die erste Anlage des Organs finden, das an einem Stielchen in den Follikel eingelassen ist. Er betont nachdrücklich die völlige Homologie mit dem Pseudovitellus der Aphiden (Textfig. 11).



Textfigur 11.
Eiröhre einer Psyllide. Das größte Ei mit der Pseudovitellusanlage am hinteren Ende. (Nach Witlaczil.)

Die wahre Natur des Organs erkannten 1910 Pierantoni und Šulc. Ersterer erwähnt lediglich, daß es sicher ebenso gut ein Pilzorgan sei, wie die entsprechenden Gebilde der Aphiden und Cocciden. Šulc isolierte in Zupfpräparaten von *Aphalara calthae* die darin enthaltenen Pilze. Es fanden sich merkwürdigerweise zwei verschiedene Formen, die lediglich durch ihre Dimensionen differierten, außerdem aber ein weiterer Pilz, der ein beträchtlich anderes Aussehen hatte (*Cicadomyces Aphalarae calthae* n. sp. forma I, forma II; *Schizosaccharomyces Aphalarae calthae* n. sp.).

Psylla försteri enthielt einen Schizosaccharomyces, der deutlich einer anderen Spezies angehörte (*Schizosacch. Psyllae försteri* Šulc). Man ersieht daraus, wie mannigfach offenbar die Formengruppe ist, um die es sich hier handelt und ferner, daß Untersuchungen nötig sind, die den ganzen Entwicklungszyklus der Formen festlegen, um diese Mannigfaltigkeit nicht vielleicht zu überschätzen.

5. Rätselhafte Organe bei Cicaden und Cicadelliden.

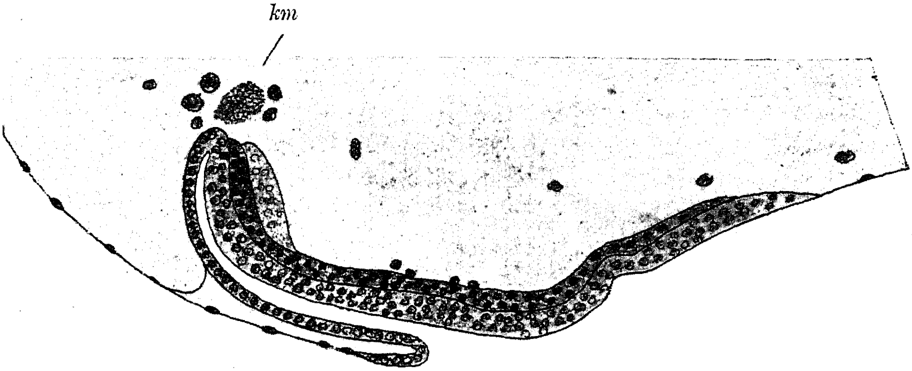
HEYMONS gibt 1899 Nachricht von einem merkwürdigen Gebilde, das ihm in den Eiern und Embryonen der Cicaden aufgestoßen war. Er findet bei *Cicada septemdecim* in allen untersuchten, jüngsten Embryonen ein eigentümliches Gebilde von ovaler Gestalt dicht vor dem hinteren Pol im Dotter. „Es setzt sich aus einer großen Masse kleiner Kügelchen oder Körnchen zusammen, die vollkommen homogen erscheinen und sich mit den gebräuchlichen Kerntinktionsmitteln (Hämatoxylin, Karminfarbstoffe) nicht färben lassen. Zwischen den kleinen sind einige etwas größere Körner von polygonaler Gestalt eingestreut. Die ganze Masse, welche den Eindruck einer feinkörnigen Dottersubstanz macht, ist endlich noch von einer sehr zarten Membran umgeben, durch welche die äußere Begrenzung gegen den Nahrungsdotter gebildet wird.“ Diese Membran soll ein Derivat des den Nahrungsdotter durchsetzenden plasmatischen Netzwerkes sein, so daß sie der Dotterhaut entspräche und, wie jene nach außen den Nahrungsdotter begrenzt, auch den direkten Kontakt mit der Körnchenmasse verhindern. „Man erkennt leicht, wie einige Dotterzellen sich an die Oberfläche der Membran anlegen und sich auf derselben ausbreiten, so daß die Körnchenmasse hiermit eine äußere zellige Bekleidung erhält.“ (Textfig. 12.)



Textfigur 12.
Embryo von *Cicada septemdecim*. Am hinteren Ende die kugelige Körnchenmasse. (Nach HEYMONS.)

„In etwas späteren Stadien trifft man die Körnermasse nicht mehr am Hinterende des Cicadeneies, sondern in der Nähe seines vorderen Eipoles an. Es handelt sich hier offenbar um eine rein passive Verschiebung. Der Transport bis zur genannten Stelle wird durch den Keimstreifen bewirkt, dessen Hinterende sich um die Körnchenmasse krümmt und diese in den Nahrungsdotter mit hineinzieht (Textfig. 13). Von diesem Zeitpunkt an bleibt das Gebilde mit dem Hinterende des sich entwickelnden Cicadenembryo in Zusammenhang und liegt zunächst an dem proximalen blinden Ende des Enddarmes. Bei der Umrollung wird die Körnchenmasse aus dem Dotter heraus-

gezogen und in den hinteren Teil des Abdomens eingeschlossen. Zu dieser Zeit vollzieht sich auch eine wesentliche Veränderung. Zunächst erfolgt eine Teilung der ganzen Masse in zwei gleiche Hälften, die sich symmetrisch auf die beiden Körperseiten des Embryo verteilen. Sie sind hierbei zwischen dem Enddarm und

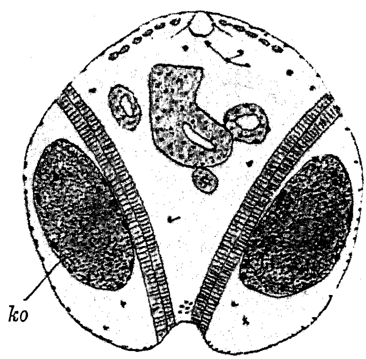


Textfigur 13. Verlagerung der Körnchenmasse (*km*) im Zusammenhang mit der Ausbildung des Keimstreifens bei *Cicada*. (Nach Heymons.)

den dorsoventralen Muskelzügen eingeschlossen (Textfig. 14), und ihre Längsachse ist parallel zu derjenigen des Embryo gerichtet."

„Während die Teilung sich vollzieht, wandern Zellen aus der Fettkörperanlage in die Körnchenmasse ein und verteilen sich daselbst zwischen den im Innern liegenden Körnchen und Kügelchen, andere Zellen bleiben auch auf der Oberfläche der Körnchenmasse zurück."

„Bei etwa einer Woche alten Larven von Cicada ließen die in Rede stehenden Gebilde keine wesentliche Veränderung, abgesehen von einer geringen Zunahme der im Innern befindlichen (Fettkörper-) Zellen, erkennen." Die weitere Entwicklung ist nicht verfolgt worden.



Textfigur 14.
Querschnitt durch eine Larve von *Cicada*. Rechts und links von den Muskelzügen die Organe, die von der Körnchenmasse abzuleiten sind (*ko*). (Nach Heymons.)

Bei *Tibicina tomentosa* konnte Heymons endlich noch konstatieren, daß der Körper schon im Ovarialei vorhanden ist. Ein derartig frühes Erscheinen im Ei erinnert ihn an Entsprechendes bei Blattiden, wo die Anlage zu

den „bacterioiden Zellen“ des Fettkörpers im Ovarialei zu finden ist. Aber die durchaus andere Gestalt scheint ihm doch den Vergleich damit zu verbieten. Die Aufklärung hierüber, meint er, müsse späteren Studien überlassen bleiben.

Außer diesen Angaben besitzen wir von PORTA (1900) Äußerungen, die hier aufzuführen sind. Er meinte bei Aphrophora ein dem ovalen Körper homologes Organ zu finden, was sich nicht bestätigte; erwähnt aber weiter, daß die orangerote Färbung der Larven von dem 3.—6. Abdominalsegmenten von einem dort liegenden Organ herrühre, dessen Bedeutung er nicht mit Sicherheit angeben kann. Da er eine Reduktion desselben bei Imagines beobachtet, hält er es für wohl möglich, daß es etwas mit der Produktion der Schaumsubstanz zu tun habe. Er bemerkt eine reiche Tracheenversorgung, eine grobe Körnelung des Protoplasmas.

PIERANTONI und ŠULC ist auch hier die Erkennung des wahren Sachverhaltes zu danken (1910).

Die Angaben von HEYMONS rechnet PIERANTONI zu den sich auf Symbionten beziehenden, ohne sie selbst zu prüfen. Die Beobachtungen PORTA's aber kontrolliert und kritisiert er. Er weist zurück, daß eine Homologie zwischen dem ovalen Körper des *Dactylopius* und dem hiermit verglichenen Gebilde bestehe, erkennt aber gleichzeitig, daß in der weiterhin von PORTA beschriebenen Masse, die seitlich jederseits im Abdomen liegt, ein Pilze beherbergendes Organ zu sehen ist. Er findet in dessen Zellen meist Unmengen von kugeligen oder — weil in Teilung — 8förmigen Organismen, andere aber sind stärker färbbar und in ihnen sind die Körper mehr in die Länge gezogen, worin er eine Folge heftigerer Vermehrung sieht. Das Organ ist von einem flachzelligen Epithel überkleidet.

Mehr bringen die beiden gleichzeitigen und unabhängigen Mitteilungen von ŠULC über eine Schaumcicade (*Ptyelus lineatus L.*) und die *Cicada orni*. Auch er homologisiert die gelbroten Organe des Abdomens mit dem Pseudovitellus. Es besteht keine Verbindung zwischen dem rechten und linken und ihre Form ist variabel, denn bald bilden sie ein Ovoid, bald besitzen sie Hantelform oder das Ganze ist gelappt. Die Sauerstoffversorgung ist eine rege durch einen ziemlich starken Ast des 4. Bauchstigmas. Von der oberflächlichen Rotfärbung ist ein relativ kleiner Körper, der stets unten anliegt, ausgenommen. Er ist ockergelb gefärbt und die Färbung rührt von punktförmigen Granula, die ihn netzförmig durchsetzen. Das Rot des übrigen Organs ist an oberflächliche Zellen gebunden, die bald rund (kontrahiert) sind, was besonders bei Larven der Fall

zu sein scheint, bald feine amöboide Fortsätze besitzen, mit denen sie auch in das Innere des Organs dringen und es in einzelne Fächer aufteilen können; einige von ihnen liegen auch völlig im Innern.

Dazwischen liegen dann „Markzellen“, sehr große, polygonale Zellen, mit großem chromatinreichen Kern mit nischenbildender Oberfläche und einem mit Pilzen völlig erfüllten Plasma.

Die Pilze sind meist kreisrund, elliptisch oder durch den gegenseitigen Druck polygonal; erst auf Zupfpräparaten werden einzelne Sproßverbände sichtbar, die an solche von Saccharomyceten sofort erinnern.

Der zweite Körper enthält ebenfalls Kerne, aber keine Zellgrenzen, den weiteren Bestandteil stellen abermals Zustände eines Pilzes dar, die aber kleiner sind; die Verbindung der Tochterindividuen ist eine etwas andere. Die metachromatischen Körner, die auch in der ersten Form vorkommen, sind viel geringer. Kerne konnten bei beiden nicht beobachtet werden.

Šulc schreibt hierzu: „Es ist schwer, schon heute sicher zu sagen, ob wir es hier mit zwei Formen oder zwei Entwicklungsstadien einer und derselben Art zu tun haben. Das kann nur durch ausgedehntes Studium ganzer Entwicklungsreihen oder durch Anlegen von Kulturen entschieden werden.“

Hier ist zum erstenmal ein relativ kompliziertes, von Pilzen bewohntes Organ in seiner richtigen Bedeutung erfaßt beschrieben worden. Šulc spricht mit Recht von einer symbiontischen Geschwulst und wir werden den von ihm vorgeschlagenen Terminus „Mycetom“ in der Folge dafür benutzen, ebenso wie „Mycetocyten“ für die pilzdurchsetzten Zellen.

Mycetome, wenn auch von anderem Bau, fanden sich auch bei Larven von *Cicada orni*, Kügelchen, die, durch einen verästelten Tracheenast des 7. Stigmenpaares zusammengehalten werden und unabhängig auf jeder Seite in der Gegend des 7. und 8. Abdominalsegments in das Fettgewebe eingebettet sind. Sie enthalten einen hier nicht näher zu beschreibenden Pilz, *Cicadomyces cicadarum n. sp.* Außerdem findet sich aber im Fettkörper und zwar stets nur im hinteren Teil desselben ein anderer Pilz (*Saccharomyces cicadarum n. sp.*), der von variabler länglicher Form ist, und neben wenigen metachromatischen Körnern eine solide chromatische Kugel als Kern haben soll.

Bei einer Anzahl Jassiden (*Allebra albostriella* Fall., *Doratura stylata*, *Athysanus striatus* Fall., *Idiocerus*, *Bythoscopus*) konstatierte

ŠULC Mycetome, ohne sie näher zu charakterisieren, bei einer einzigen Form, *Macropsis lanio L.*, dagegen werden diese ersetzt durch in der Lymphe frei flottierende Pilze. Ebenso ist dies bei einer Fulgoride, *Conomelus limbatus* FAB., der Fall.

Wie die Pilze auf die Eier überwandern, ob tatsächlich zwei Formen in einem Tier vorhanden sein können, wie die feineren cytologischen Strukturen dieser Pilze sind, ob sie im Tier stets im gleichen Zustand der Entwicklung anzutreffen sind, bleiben hierbei offene Fragen.

6. Die „bacterioiden Zellen" der Blattiden.

„Über das regelmäßige Vorkommen von bakterienähnlichen Gebilden in den Geweben und Eiern verschiedener Insekten" nennt sich die Untersuchung BLOCHMANN's (1887), in der zum erstenmal von den merkwürdigen Erscheinungen berichtet wird, die uns in diesem Kapitel beschäftigen.[1]) Bei *Blatta* und *Periplaneta* ist regelmäßig der zentrale Teil der einzelnen Fettzellengruppen erfüllt mit kleinen 6—8 μ langen, geraden oder etwas gebogenen Stäbchen, die sich durch quere Teilung vermehren.[2]) Es sind jedesmal ganze Zellen, die von ihnen durchsetzt sind, die keinerlei Fette oder Harnsäurekonkremente enthalten, wie die übrigen Zellen des Fettkörpers. Der Kern der Zellen ist stets zu beobachten und völlig intakt. In den länglichen Zellzügen erscheinen die bacterioiden Zellen als kontinuierliche Reihen, die von einer einschichtigen Fettzellreihe wie das Mark von der Rinde umzogen werden. Die Harnsäurekonkremente finden sich mit besonderer Vorliebe in der Nähe der Bacterioiden angehäuft.

Diese Angaben für *Periplaneta orientalis* gelten auch für *Blatta germanica*, nur daß hier nicht eine, sondern mehrere Reihen von bacterioiden Zellen die Fettkörperläppchen durchziehen.

BLOCHMANN war nun bereits so glücklich, die Übertragung dieser Gebilde auf die Nachkommen beobachten zu können. Die jüngsten Eier in den Eiröhren der *Blatta* erwiesen sich als völlig frei von den Stäbchen, etwas ältere zeigten einige derselben auf ihrer Oberfläche, und mit der zunehmenden Größe des Eies vermehrten sich diese so sehr, daß sie in anfangs einschichtiger, später

---

[1]) In der Untersuchung „Über die Richtungskörper bei den Eiern der Insekten" in: Morphol. Jahrb. vol. 12, 1887 befindet sich schon der erste Hinweis auf die Entdeckung.

[2]) Auch eine *Blabera* aus Trinidad besaß die Stäbchen!

mehrschichtiger Reihe die Oberfläche der größeren Eier überzogen. Nur ganz ausnahmsweise fand sich das eine oder andere im Innern des Eiplasmas. In reifen Ovarialeiern und eben abgelegten Eiern ist die Schicht unterbrochen, so daß es scheint, daß die Vermehrungstätigkeit der Stäbchen mit dem Wachstum des Eies später nicht mehr Schritt halten kann (Taf. 12 Fig. 6 nach Blochmann).

Eine direkte Wanderung der Bacterioiden aus ihren Wirtszellen zu den Eiern und dabei durch den jungen Follikel konnte natürlich nicht unmittelbar beobachtet werden; doch muß dies, zumal Fettkörper die Eischläuche überall umgibt, als höchstwahrscheinlich angenommen werden.

Bei der Entwicklung der *Blatta germanica* fand sich, daß die Stäbe nach Bildung des Blastoderms bereits unter diesem, also im Eiplasma liegen. Von dort dringen sie in die Tiefe vor und sammeln sich in den Lacunen an, die durch Einschmelzung des Dotters entstehen. Zu dieser Zeit ist das Entoderm nur auf der Ventralseite entwickelt. Dehnt es sich weiter nach der Dorsalseite aus, so finden sich plötzlich die Bacterioiden nicht mehr im Entoderm, sondern nur an der Innenseite des ectodermalen Fettkörpers. Hier erfüllen sie einzelne Zellen, die in den Fettkörper sinken, von den Harnsäurekonkrementen umgeben werden und bald das typische Bild des erwachsenen Tieres bieten.

Versuche, die Stäbchen auf künstlichen Nährböden zu züchten und so ihre Bakteriennatur zu beweisen, gelangen Blochmann nicht. Doch ist er nichtsdestoweniger der Ansicht, daß es sich wohl um solche handle und er folgert mit Vorbehalt daraus, daß dann ein symbiontisches Wechselverhältnis vorliegen müsse, dessen vielleicht weittragende Bedeutung sich augenblicklich nicht näher umschreiben lasse.

Weehler bestätigte bald darauf das Vorkommen im Ei der *Blatta* (1889). Er findet gleichfalls die peripheren Lager, die sich besonders in der Kopfregion des Eies finden und in der Umgebung der Richtungsspindel (Mitte der Dorsalseite), kann aber über die Herkunft der „Blochmann'schen“ Körperchen, wie er sie nennt, so wenig Angaben machen, wie über ihre Bestimmung.

Auch Cholodowsky (1891) kommt über das bis dahin Bekannte nicht weit hinaus. Er teilt mit, daß die Stäbchen des jungen Embryos nicht eigentlich in Lacunen liegen, sondern stets im Dotter selbst und daß die Hohlräume nur durch Blochmann's Alkoholmaterial vorgetäuscht worden waren. Da er den Fettkörper auf Dotterzellen zurückführen zu können glaubt, die durch die Wandung

der Somiten wandernd in die Leibeshöhle gelangen, ist ihm auch der gleichzeitige Transport der Bacterioiden in die Fettkörperanlage nichts Überraschendes.

Forbes (1892) schließt sich in einer mir nicht zugänglichen Arbeit der Deutung der Stäbchen als echte Bakterien, die in Symbiose mit dem Insekt leben, an, ohne daß seine Bemühungen, sie zu kultivieren, von Erfolg gewesen wären.

Gleichzeitig erschienen die Heymons'schen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an Orthopteren (1892), die natürlich an der Frage nicht vorübergehen konnten. Sie fördern die Kenntnis wieder etwas mehr, zumal sie sich auf das Verhalten verschiedener Objekte während der Entwicklung beziehen (*Blatta*, *Periplaneta*, *Ectobia livida* und *lapponica*). Heymons findet dabei eine größere Konzentrierung der Stäbchen als seine Vorgänger. Bei *Blatta* häufen sich die Stäbchen zu der Zeit, wo der Kernstreif den Dotter zu umwachsen beginnt, in ansehnlichen Mengen in der Mitte des Dotters an. Bei *Ectobia* sind die Stäbchen zahlreicher als bei *Blatta*, aber anfangs ebenso auf der Oberfläche des Eies zerstreut (besonders lateral und ventral). Nach Anlage des Keimstreifs aber hat sich die Gesamtheit der Stäbchen im Mittelpunkt des Nahrungsdotters konzentriert, wobei im Gegensatz zu *Blatta* alle übrigen Teile völlig frei davon sind. So entsteht ein außerordentlich voluminöses Organ, das schon bei Betrachtung mit der Lupe auffällt und der dort entstehenden Ansammlung bei *Blatta*, die aber viel später auftritt, entspricht (Taf. 12 Fig. 8). An der Oberfläche des scharfbegrenzten kugeligen Organs legen sich Dotterzellen an.

Ähnlich liegen die Dinge bei *Periplaneta*, deren Embryonen bisher noch nicht daraufhin untersucht worden waren. In jungen, unentwickelten Eiern sind zwei besondere Anhäufungen zu unterscheiden (von einzelnen, überall zerstreuten Stäbchen abgesehen), die an beiden Polen liegen. Die am hinteren Ende liegende Ansammlung gerät an eine bestimmte Stelle am hintersten Ende des Keimstreifs. Dort sinkt der Körper in die Tiefe des Dotters unter steter Volumenzunahme und Vermehrung der ihm aufsitzenden und in ihn eindringenden Dotterzellen und bewegt sich nach vorn (Textfig. 14). Interessant ist, daß die Kerne der zwischen den Stäbchen liegenden Zellen meist viel größer werden als die außenliegenden, Zacken und Fortsätze bekommen und sich amitotisch teilen.

Auch die vordere Anlage verschmilzt dann mit der eben beschriebenen. Nach der Umwachsung des Dotters liegt dieselbe mitten im Mitteldarm. Nun tritt eine Rückbildung ein. „Die Kerne

der zwischen den Stäbchen befindlichen Dotterzellen fließen zum Teil zusammen und bilden große unregelmäßige Chromatinhaufen. Bei den Stäbchen macht sich eine zentrifugale Bewegung bemerkbar. In Scharen wandern sie zwischen den Dotterballen hindurch zur Darmwand, durchdringen die letztere und gelangen in den Fettkörper, um dort um einzelne Kerne desselben die schon von anderer Seite beschriebenen wolkenförmigen Ansammlungen zu bilden.“

Die Bewegung ist eine aktive, ohne daß Dotterzellen als Transportmittel verwendet werden, wie Cholodowsky wollte. Die Dotterzellen degenerieren sämtlich inmitten des Darmes (Taf. 12 Fig. 9).

Wie man angesichts dieser merkwürdigen zweckmäßigen Wanderungen der Stäbchen, die vom Fettkörper in Eier eines ganz bestimmten Alters rücken, in die Entwicklung desselben gesetzmäßig einbezogen werden, dabei vor der Destruktion des Mitteldarminhaltes rechtzeitig wieder ins Fettgewebe sich begeben, noch an einer Deutung als Stoffwechselprodukte festhalten konnte. bleibt rätselhaft. Trotzdem tut dies Cuénot (1892), Prénant (1904) und Henneguy (1904). Cuénot gibt ein Bild von einem Stück Fettgewebe, auch mit Konkrementen, die sich um die Bacterioiden im Innern anhäufen, und schreibt dazu: „il me paraît évident que ce sont des productions purement cellulaires; les bactérioides se colorent par les colorant nucléaires et se comportent à peu près comme des grains de chromatin.“ Und bei Henneguy findet man den Satz: „Ils me paraissent pouvoir être rapprochés de certains cristalloides, qu'on observe quelquefois en grande quantité dans les tubes de Malpighi des Blattes, où ils sont beaucoup plus volumineux, mais où ils présentent la même forme et les mêmes réactions.“ Bei Schneider (Lehrbuch der Histologie 1902) findet man eine Abbildung.

Sein Ende fand diese Meinungsverschiedenheit erst, als Mercier (1906) mitteilte, daß er die Blochmann'schen Körper in Reinkulturen gezogen habe und 1907 dies eingehender ausführte.

Mercier untersuchte die Körper außer in normalen Tieren auch bei solchen, die längere Zeit Hunger gelitten und solchen, die mit einem Hefepilz infiziert waren. Als Folgen der Inanition stellten sich heraus eine Verringerung der Stäbchenlänge von 4 μ—8 μ auf 3 μ—5 μ, eine stärkere Affinität ihrer Enden gegenüber den Farbstoffen, wobei die Mitte sich nur schwach färbte, und Auftreten von trommelschlegelähnlichen Formen, wie sie sonst im Gefolge der Sporulation bei manchen Bakterien vorkommen. Gleiche Zustände erleiden die Stäbe bei infizierten Tieren, wo sie entsprechend dem

Vordringen der Hefe in dem befallenen Fettkörper weniger werden und schwinden.

Auch die Stäbe in den Eiern scheinen dem kürzeren Typus anzugehören.[1]) Die Kulturen, zu denen die Stäbchen der Embryonen benutzt wurden, gelangen auf Gelose, Gelatine, Kartoffeln, Milch und gewöhnlicher Bouillon. Es sei nicht weiter auf die verschiedenen Wachstumsformen eingegangen, die sich entsprechend den verschiedenen Medien einstellten, sondern nur berichtet, was sich dabei über die morphologischen Charaktere des *Bacillus cuenoti* ableiten läßt.

Unter guten Bedingungen hat er die Form und Größe wie im Fettkörper, in schlechteren die des Eies, Embryos, der Inanition. Er bildet Sporen von ovaler Form und trägt Wimpern, mit denen er sich bewegt.

Damit ist die Tatsache einer Symbiose ziemlich sicher gestellt, ihre Bedeutung für den Stoffwechsel des Tieres aber ist noch völlig unbekannt.

PHILIPTSCHENKO, der (1907) einige physiologische Beobachtungen am Fettkörper der Blattiden gemacht hat, geht auf die Bedeutung des *Bacillus cuenoti* nicht ein. Im Fettgewebe junger Tiere findet sich Glykogen, sonst nur Fett und harnsaure Konkretionen. Aus seinen Injektionsexperimenten folgert, daß letztere nicht nur dort abgelagert werden, sondern auch neu entstehen. Bei Hunger wird erst das Glykogen, dann die Fette aufgebraucht, und erst nach völligem Verbrauch der Reservesubstanzen beginnt das Insekt auf Kosten der eiweißhaltigen Stoffe seines Körpers zu leben.

7. Die „Bacterioiden“ der Hymenopteren.

Über Strukturen, die denen der Bacterioiden gleichzusetzen sind, besitzen wir bei Hymenopteren nur wenige Angaben, die von BLOCHMANN stammen (1887 [2]) und dringend einer weiteren Untersuchung bedürfen, um auf den Grad ihrer weiteren Verbreitung geprüft zu werden. Bei *Camponotus ligniperda* ist von einem ziemlich frühen Stadium an das Plasma des ganzen Eies durchzogen von in Reihen angeordneten kleinen stäbchenförmigen Gebilden (10—12 μ), bei *Formica fusca* sind diese Stäbchen kleiner (4—5 μ) und nicht in den regelmäßigen Bündeln angeordnet (andere Ameisenspecies entbehrten dieselben ganz). Sie enthalten ein meist median gelegenes licht-

---

[1]) In einer kleinen Mitteilung (1907) erfährt man, daß MERCIER auch die peritonealen Hüllzellen des Blattidenovars mit den Stäben erfüllt fand.

[2]) Vorläufige Mitteilung aus dem Jahre 1884.

brechendes Korn und lassen nicht selten quere protoplasmatische Wände in sich erkennen. Die Teilung ist eine quere. Bevor nun die Organismen in den Eiern auftreten, sind die Follikelzellen von ihnen erfüllt. Hat die Eiinfektion den Höhepunkt erreicht, so ist der Follikel frei davon. Die regelmäßige Anordnung in Reihen wird später aufgegeben, die Stäbchen, die sich rege vermehrten, sammeln sich, wenn das Ei den Höhepunkt der Dotterspeicherung erfährt, am hinteren vegetativen Pol in einer der Oberfläche parallelen Schicht, die an der Grenze zwischen dem Keimhautblastem und dem Dotter liegt. In der Mitte, genau am Pol, ist die Ansammlung am stärksten, nach den Seiten klingt sie allmählich ab.

Auch in den frisch abgelegten Eiern finden sich dort die Bacterioiden. Bei der Blastodermbildung gehen sie in die dort entstehenden Zellen ein.

Bei den jungen und älteren weiblichen Larven von *Formica fusca* glaubt Blochmann die Stäbchen in den Ovarien und außerdem noch in zwei in der Nähe liegenden Zellgrupppen wiedergefunden zu haben. Bei *Camponotus* waren sie nicht mit Sicherheit im Ovar nachzuweisen, dagegen trifft man sie bei Larven in Menge in eigentümlichen Zellen der Darmwandung.

Bereits in dieser Untersuchung, die ja vor die Entdeckung der Bacterioiden der Blattiden fällt, erwägt Blochmann die Möglichkeit einer Symbiose mit echten Bakterien. In seinen späteren Mitteilungen identifiziert er sie vollkommen mit den entsprechenden Organismen der Periplaneta.

Nach den Ergebnissen Mercier's an letzteren, über dessen Kulturexperimente wir oben berichtet haben, kann kein Zweifel mehr bestehen, daß wir die Ameisen zu den Tieren zu stellen haben, von denen eine intracellulare Symbiose mit echten Bakterien bekannt ist.[1])

8. Hefepilze bei Coleopteren.

Karawaiew beschrieb (1899) im Darmepithel von *Anobium paniceum* in einer bestimmten Region des Mitteldarmes zwischen

[1]) Blochmann hält es es für möglich, daß feinste Körnchen, die sich durch das Zerdrücken ganz junger Eier vor ihrer Dotterbildung darstellen ließen und die sich außer bei Ameisen, denen die Bacterioiden fehlten, auch bei Wespen fanden, einen Ersatz für die Bakterien darstellten. Es bleibt dieser Punkt wie so viele in unserem Gebiete einer Untersuchung noch vorbehalten. Jedenfalls sind bis heute von Wespen keine Bacterioiden bekannt (was man gelegentlich auf Grund dieser Bemerkung Blochmann's in der Literatur behauptet findet).

normale Zellen eingesprengte Zellen mit körnigem Inhalt. Diese Körnchen stellten sich als etwa 4,5 μ lange keulenförmige einzellige Organismen heraus. KARAWAIEW hielt sie für Formen, die zu den Flagellaten zu stellen sind, da er an dem spitzen Ende eine Geißel zu beobachten glaubte. Außerdem war eine Vacuole und ein kernartiges Körperchen zu finden. Die Kerne der Zellen waren intakt geblieben. Da sich auch in der Imago an der gleichen Stelle des Darmes ihre Existenz nachweisen ließ und kein untersuchtes Tier eine Ausnahme machte, so wurde schon die Vermutung ausgesprochen, daß es sich um „eine Art Symbiose“ handle, die für die Verdauung eine Bedeutung besitze.

ESCHERICH erkannte im darauffolgenden Jahre (1900), daß die Organismen nicht Flagellaten seien, sondern zu den Saccharomyceten zu rechnen seien. Es gelang ihm die Feststellung, daß direkte Beziehungen zwischen der Hefevegetation der Darmzellen und dem Grade der Nahrungsaufnahme bestehen. Bei den Larven, die bekanntlich von allen möglichen trockenen organischen Substanzen (Cakes, Brot, Pflanzen usw.) leben, ist die Quantität die größte, die Puppe enthält, entsprechend der sistierten Nahrungsaufnahme, nur geringe Nester, die Imago wieder mehr, ohne aber den Zustand der gefräßigen Larven zu erreichen.

Den sichersten Beweis für die Selbständigkeit der Pilze brachte ESCHERICH, indem er sie zu züchten vermochte (1proz. Traubenzuckerlösung; Traubenzuckeragar). Die Organismen besitzen keine Geißeln, vermehren sich durch Sprossung [1]) und besitzen außer der schon erwähnten Vacuole lichtbrechende Körnchen, die sich in den Kulturen mehr anhäufen als in den Darmzellen. Die Vermehrung ist in ihnen auch reger, nach acht Tagen treten kettenförmige Sproßverbände auf. Die Vacuolen treten dann zurück und die lichtbrechende Substanz erfüllt nicht selten die ganze Zelle.

Über die Art der Infektion, ob durch die Eier oder auf dem Wege des larvalen Darmes, konnten beide Autoren nichts eruieren.

Damit sind die Kenntnisse, die wir von Symbionten der Käfer besitzen, erschöpft. Erwähnt sei noch, daß ESCHERICH von dem interessanten Fall erzählt, daß im Darm einer Borkenkäferlarve die Hefepilze einen geschlossenen Ring bildeten, der parallel zur Darmwand verlief und dieser fest anlag, so daß die Nahrung von dem Darmepithel durch die Pilzschicht getrennt war.

[1]) Die KARAWAIEW gesehen, aber für Conjugation gehalten hat.

9. Bakterienähnliche Gebilde bei Lepidopteren.

Korschelt teilt mit (1891), daß er hier und da Raupen von *Pieris brassicae* antraf, die im Fettkörper und besonders in den Spinndrüsen Massen von Bacterioiden enthielten, die auch in die Kerne eindrangen und sich in diesen heftig vermehrten. Sie waren 4,5—5,5 μ lange Stäbchen, an einem Ende meist spitz, am anderen stumpf. Es ließ sich feststellen, daß die Organismen eine Eigenbewegung besaßen. An den Raupen wäre kein schädigender Einfluß zu bemerken, die Spinndrüsen funktionierten normal.

Um einen ebensolchen zufälligen Fall einer harmlosen Infektion, die aber nicht uninteressant ist für die Beantwortung nach der Entstehung eines geregelten symbiontischen Verhältnisses, handelt es sich, wenn K. Zick ganz neuerdings mitteilt, daß die Hoden einer im Freien gefangenen Imago von *Pieris brassicae* überschwemmt waren von kurz cylindrischen Stäbchen, die, an beiden Enden stumpf, oft etwas gekrümmt, zwei helle Bläschen an den Enden trugen.[1]) Die Wandzellen des Ausführungsganges, wie die äußere und innere Hülle und das Lumen der Follikel war davon erfüllt; die Kerne waren stets frei; die Hoden funktionierten normal.

Schon Blochmann sprach weiterhin den Verdacht aus (gelegentlich seiner Untersuchung an den Bacterioiden der Blatta), daß gewisse Strukturen im Darmepithel von Schmetterlingen, die Frenzel (1886) als Stoffwechselproduckte beschrieben hat, tatsächlich auf Kosten von intracellularen Symbionten zu setzen sei. Dies gilt besonders von einem Zelltypus im Darmepithel der Raupen und vor allem der Imagines von *Porthesia chrysorrhea* (Goldafter). Es finden sich da regelmäßig kreisrunde, von einer Hülle umschlossene Cysten, die mit Stäbchen vollgestopft sind, und davon sich ableitende Zellen, die vollkommen mit bohnenförmigen Körpern erfüllt sind.

Es bedarf aber erst einer Prüfung dieser Verhältnisse von solchen Gesichtspunkten aus, um die von vornherein wahrscheinliche Behauptung aufstellen zu können, daß auch die Schmetterlinge nicht frei sind von Mikroorganismen, die in geregelter Symbiose mit ihnen stehen.

[1]) Also mit den Bakterien Korschelt's nicht identisch sind.

B. Beschreibender Teil der eigenen Untersuchungen.

1. Die Symbionten der Aphiden.

a) Die Mycetocyten bei *Drepanosiphum*.

Die Zellen des „Pseudovitellus“, die wir heute als Mycetocyten bezeichnen müssen, sind außerordentlich groß, besitzen einen entsprechend großen Kern mit meist einem Nucleolus und ein durch die eingelagerten Pilze stark deformiertes Plasma. Nie finden sich Kerne, die irgendwie einen degenerativen Charakter haben, obwohl das Plasma von Tausenden von fremden Organismen erfüllt ist. Diese sind fast stets rund und haben wegen dieser Form die alte Deutung von Dotterkügelchen veranlaßt. Es kommt aber auch vor, daß sie durch den gegenseitigen Druck vielkantig erscheinen. Wird der Druck aufgehoben, durch Zerzupfen, so stellt sich dagegen stets die runde oder ovale Form ein (Fig. 1, 3 Taf. 1). Die Details der Pilze sind in den einzelnen Zellen nicht stets die gleichen, auch abgesehen von den Verschiedenheiten, die durch die Fixation bedingt werden. Erstens variiert die Dichte des Gefüges. Sind die Pilze locker, so tritt deutlich hervor, daß das Wirtsplasma jedes einzelne Individuum einhüllt; liegen sie dichter, so erscheint dasselbe leistenförmig komprimiert (Fig. 4 u. 5 Taf. 1). Ferner unterliegt die Struktur starken Schwankungen, die aber wohl meist Fixationsfolge sein werden. Die Pilze können nahezu homogen erscheinen und können deutlich wabige Plasmastruktur besitzen. Dann ist mit Vorliebe das Plasma an der Randzone verdichtet und stärker färbbar, so daß eine Struktur wie die eines Kernes leicht vorgetäuscht wird (Fig. 2 Taf. 1). Im Plasma können einige Vacuolen liegen und mit einiger Bemühung gelingt es auch Kern und Kernteilung deutlich zu erkennen. Der Kern besteht aus einem Caryosom und einem achromatischen umhüllenden Bläschen. Wenn er sich teilt, teilt sich das Caryosom in zwei mit einer feinen Desmose verbundene Teile und zerschnürt sich gleichzeitig der periphere Kern. Die Teilungsfigur pflegt in der Mitte des Pilzes zu liegen; im Wirtstier ist also die Zweiteilung, nicht Knospung der gewöhnliche Modus (Fig. 2, 3, 5 Taf. 1).

Der auffälligste Faktor, der variiert, ist die Größe der Organismen. In einer Mycetocyte ist die Größe im allgemeinen die gleiche. Eine Anzahl von Zellen ist aber oft durch ihre lichtere Färbung charakterisiert und diese entsteht infolge eines beträchtlichen Wachstums

der Pilze, deren Plasma dann sehr weitmaschig ist, so daß offenbar in erster Linie eine stärkere Flüssigkeitsaufnahme die Ursache ist. Dazwischen liegen dann Pilze, die ein Zehntel und weniger vom Durchmesser dieser Riesenformen besitzen. Der Kern bleibt auch in solchen klein.

Nie kommen solche Zustände zur Infektion. Es ist möglich, daß wir es mit einer degenerativen Erscheinung zu tun haben. Hier und da findet man dagegen Mycetocyten, die an einer oder der anderen Stelle keine scharfe Begrenzung besitzen. Es sind solche, die einen Teil ihrer Bewohner in die Lymphe entlassen, wo sich dann freie Individuen gelegentlich nachweisen lassen (Fig. 3 Taf. 1).

Erwähnt muß endlich werden, daß in wechselnder Stärke, oft ganz fehlende, Granulationen zwischen den Pilzen im Wirtsplasma liegen. Sie sind unbekannter Natur und lassen sich vielleicht vergleichen mit Strukturen, die wir später noch wiederholt in Mycetocyten zu beschreiben haben (Fig. 4, 5). BEST'sche Färbung hat hier und da Spuren von Glykogen zwischen den Pilzen angezeigt und gelehrt, daß eine Zellsorte, die an einzelnen Stellen dem ganzen Mycetom anliegen, als starke Glykogenspeicher anzusehen sind.

Kleine Verbände von maulbeerartiger Form, die offenbar durch Sprossung entstanden, habe ich wiederholt beobachten können. Ferner fanden sich Bilder (bei einer Aphide der Weide), die wohl mit Sporenbildung zusammenhängen (Fig. 6 Taf. 1). In ihrer Deutung bin ich nicht sicher. Zwischen Pilzen, die sich in zwei gleiche Teile teilten, fanden sich homogenere, denen ein stark färbbares Korn aufsaß, gelegentlich mit einer Art Platte; manchmal schien es viergeteilt zu sein, manchmal hingen zwei oder drei Individuen daran, die in diesem Zustand eine große Vacuole besitzen können. Die Verhältnisse sind äußerst kleine. (Die Figuren sind mit Oc. 12 gezeichnet worden.)

b) Die Infektion des Wintereies.

Einer Schilderung der Infektion des Wintereies muß notwendig eine Besprechung des Baues des ganzen Ovars der oviparen Weibchen vorausgehen. Das Ovar zeigt bei den einzelnen Formen insofern eine gewisse Mannigfaltigkeit, als sowohl einfächerige als mehrfächerige vorkommen. Erstere, die bei den Cocciden ausnahmslos vorhanden sind, finden sich beispielsweise bei *Aphis sambuci*, *Lachnus rôburis* und vielen anderen. Die einzelnen Eiröhren bestehen dann aus einer Nährzellkrone und je einem Ei, das mit ihr durch einen Nährstrang verbunden ist. Das Ganze ist von einer

peritonealen Hülle überzogen. Bei den Formen mit mehreren Eiern in jeder Röhre werden nun die Verhältnisse ziemlich viel komplizierter. *Drepanosiphum platanoides,* an dem wir die Infektion darstellen wollen, gehört zu diesem Typus.

Es liegt auf der Hand, daß er sich von vornherein besser zu der Untersuchung unserer Frage eignet, da sich hintereinandergereiht die verschiedenen Zustände in jeder Serie finden müssen. Bei *Drepanosiphum* ist unmittelbar an die großen Drüsenzellen eine Anzahl verschieden großer Geschlechtszellen angeschmiegt, die noch nicht von einem eigenen Eifollikel umgeben sind und noch keinen Nährstrang von den Nährzellen aus erhalten.

Von einem gewissen Alter an aber umzieht sie der Follikel und dringt von dem den Nährzellen gemeinsamen Protoplasma ein Faserbündel in sie, das sich an dem den Nährzellen zu gelegenen Teil etwas zerteilt und ohne tief in das Ei zu dringen, sein Ende findet. Außerdem aber durchzieht das Ei auf einem solchen Entwicklungsstadium noch ein zweites und drittes Bündel (Taf. 1 Fig. 1). Das eine können wir durch die halsartige Verengerung des Follikels in das nächst alte Ei verfolgen und in diesem sich abermals gleich an dem oberen Pole pinselförmig zerfasern sehen. Das andere aber tritt ebenfalls auf diesem Wege in das nächst alte Ei, durchzieht aber dessen ganze, schon recht stattliche Länge, bildet dabei eine Anzahl Schlingen und Drehungen, wird gegen Ende des Weges schwächer und läuft in eine Spitze aus, die dort verschwindet, wo sich der Follikel nun enger zusammengezogen hat und so das nächst alte Ei sich von der Nährzellkrone emanzipiert hat.

Die Verhältnisse, die körperlich nicht ganz leicht vorstellbar sind, werden durch die Fig. 1 (Taf. 1), die eine Kombination aus mehreren Schnitten darstellt, deutlicher werden.

Von einem gewissen Alter an, das v o r der reichlichen Dotterspeicherung liegt, wird das büschelförmige Ende des Nährstrangs aus dem Eiplasma gedrängt und liegt ihm dann an der Oberfläche zunächst dicht an, derart, daß die Fasern, die zu dieser Zeit noch im übrigen intakt sind, einen scharfen rechten Winkel beschreiben. Die Fig. 1 (Taf. 2) gibt diesen Zustand wieder. Man beachte die Differenzen im Dottergehalt des Eies. Nun schließt sich das Lumen im Follikel und es beginnt eine Degeneration des Stranges, die vom Ende nach oben fortschreitet. Die schon erwähnte Verjüngung und die Knäuelbildung sind Symptome derselben. Schließlich treten vollkommene Verklumpungen auf, die bei Eisenhämatoxylinfärbung tief schwarz werden und sich besonders am Ende des Eies finden

(Fig. 2); das Ei ist dann schon mit feinen Dottertropfen durchsetzt. Mit Vorliebe bleibt eine Zeitlang ein birnförmiger Restkörper, dessen Stiel sich in die Verwachsungsgrenze des Follikels hineinzieht und in einen feinen Faden ausläuft (Fig. 2 u. 3).

Es erscheint wahrscheinlich, daß jedes Ei immer nur von dem Nährstrang Stoffe aus der Nährkrone bezieht, der an seinem oberen Ende frei mündet; die das Ei durchziehenden Bahnen lassen keine Beziehungen zum umgebenden Eiplasma erkennen, sie sind von einem feinen Lumen rund umgeben, das durch die Fixation und bei der Rückbildung besonders betont wird. Die Degenerate natürlich werden von dem umgebenden Plasma endlich resorbiert.

Man hat sich also vorzustellen, daß entsprechend einem oben erfolgten neuen Anschluß einer heranwachsenden Ovocyte an den Nährapparat unten eine Eizelle ausgeschaltet wird und mit der Neubildung eines kurzen Nährstranges oben, jedesmal die Einschmelzung eines langen von unten an beginnt. Die Stränge wachsen entsprechend dem Nachschub und der Größenzunahmeder Eier.

Mit der Lösung vom Nährapparat ist aber das Ei nicht auf sich selbst angewiesen, sondern erleidet eine zweite, sicher beträchtliche Unterstützung durch die Secretion des umgebenden Follikels die' wohl schon frühzeitig einsetzt. Scharf abgesetzte parallele Zonen, die dies besonders deutlich machen und beim Cicadenovar zu beschreiben sein werden, existieren hier allerdings nicht. Das Ei selbst, bzw. sein Kern erscheinen dabei recht untätig. Die Kerne erfahren daher auch eine relativ geringe Größenzunahme, wenn man sie in Fig. 1 (Taf. 1) daraufhin vergleicht.

Das Winterei der Aphiden ist deshalb für diese Gesetzmäßigkeit, die soeben von Jörgensen durch eingehende Vergleiche erhärtet wurde (1912), ein geeignetes Beispiel, wenn es auch gegen das ganz extreme Bienen- oder Wespenei noch relativ große Kerne besitzt.

Wenn in einem Ei der Nährstrang hinausgedrängt wird, beginnt das nächst junge Ei an seinem hinteren Ende rundum sich vorzubuchten (Fig. 1), so daß ein scharf abgesetzter Ring entsteht, der — auf dem Querschnitt — oben und unten in eine scharfe, oft spitz ausgezogene Kante ausläuft (Fig. 2, 3).

Diese topographischen Verhältnisse sind wichtig, denn damit wird gleichzeitig genau die Stelle bezeichnet, an der stets und zu einer ganz bestimmten Zeit die Infektion des Eies durch die Pilze vor sich geht.

Das Ei hat schon eine scharf abgesetzte Hülle, wenn der Einzug der Pilze in dasselbe vor sich geht. Wir haben schon mitge-

teilt, daß sich solche auch gelegentlich außerhalb der gewohnten Mycetocyten finden. Wenn nun das Ei die besagten Ringkanten ausgebildet hat und schon relativ reichlich mit Dotter versehen ist, kann man bei aufmerksamem Studium finden, daß im Follikel zwischen den Kanten und dem Peritoneum einzelne Pilze auftreten. Der Follikel ist dort oft etwas zerstört, so daß geradezu stellenweise eine Unterbrechung vorhanden ist, in der und vor der einzelne Protoplasmakügelchen und Schollen als degenerierende Reste sich finden. In der so geschlagenen Bresche liegen dann die Pilze, oft auch noch vollkommen außen in der Leibeshöhle (Fig. 3 Taf. 3 und Fig. 9 Taf. 1). Nicht immer wird aber der Follikel hierbei arrodiert, meistens liegen die Pilze im Plasma anscheinend völlig intakter Follikelzellen.

An der Eihülle angelangt, durchdringen sie diese, ohne daß sie dabei viel angegriffen zu werden scheint, und geraten in das Plasma des Eies. Hier liegen sie anfangs nur, entsprechend der Stelle der Invasion, in der Ausbuchtung des Ringes in geringer Zahl (Fig. 8 Taf. 1). Der Zuzug auf dem eingeschlagenen Wege dauert aber noch fort, wobei die Straße durch den Follikel etwas verbreitert wird und die Pilze sich mehr zerstreuen (Fig. 4 Taf. 2), so daß eine immer größere Menge in das Ei gerät, die bald mehr nach vorn in den Dotter eindringen muß, um genügend Platz zu haben. Sicher ist diese Vermehrung auch sehr großen Teils auf eigene heftige Teilung zu schieben. Nur so erklären sich die zu dieser Zeit oft auftretenden morulaartigen Haufen, die bei manchen Formen noch extremer vorhanden sind, als bei unserem *Drepanosiphum.*

Wir müssen hier gleichzeitige Veränderungen in der Form des Eies und jenem letzten oben erwähnten extracellulären Rest des Nährstranges berücksichtigen. Mit dem fein auslaufenden Strang zog sich auch das Ei an dieser Stelle spitz aus und diese Spitze wurde ebenso mit dem Chorion überzogen. In der Folge wird nun der Faden wieder stärker und die Ringkante wird aufgehoben, indem zunächst der Ring enger wird, offenbar passiv durch neu entstehende Druckverhältnisse, so daß der Zipfel des Eies in das Innere gedrängt wird und zwischen ihm und den ihn nun umgebenden Vorsprüngen eine schmale, tiefe Rinne entsteht.

Der Prozeß schreitet mit dem weitergehenden Wachstum derart fort, daß die Vorsprünge sich eng an den fadenförmigen Fortsatz des Eies anlegen (Fig. 5). Aus dieser Genese geht hervor, daß der in das erwachsene Ei eingestülpte Teil des Chorions der gesamten unteren Begrenzungsfläche der jüngeren Eier entspricht, die die

ersten Pilze aufnehmen. Ein Blick auf die Figuren wird dies deutlicher machen.

Diese Details sind für uns wichtig, da ihnen das Verhalten der Pilze merkwürdig parallel geht. Diese dringen nämlich ebenfalls stets nur an der genetisch sich entsprechenden Stelle in das Ei. Rücken die Zipfel näher an den Fadenfortsatz, so verringert sich auch die Distanz zwischen ihm und den Pilzen (Fig. 4); Berühren sich nahezu die Zipfel, so sind nur an dieser Stelle Pilze im Follikel zu finden (Fig. 5), die Gegend des Follikels aber, die der ersten Invasion entspräche, ist weit davon entfernt und frei von Pilzen.

Es folgt daraus die Tatsache, daß erstens die Zeit, zu der ein Ei von den ersten Pilzen infiziert wird, genau festgelegt ist, daß zweitens stets die gleiche Stelle infiziert wird und daß hierfür nicht der Follikel, sondern ein kleiner Bezirk der Eioberfläche ausschließlich maßgebend ist, dessen Wanderung die Pilze folgen.

Wir werden solche Gesetzmäßigkeiten auch bei anderen Tiergruppen noch, mannigfach variiert, kennen lernen, deren Erklärung wohl nur, wie noch zu erörtern sein wird, in komplizierten chemotaktischen Wirkungen zu suchen ist.



Textfigur 15.
Ein reifes Winterei von *Drepanosiphum*, das die Größenbeziehungen zwischen Ei und Pilzmenge zeigt. (Original.)

Die Größe der definitiven Pilzmenge im Ei ist für einzelne Aphiden eine variable, doch innerhalb der Species eine recht konstante.

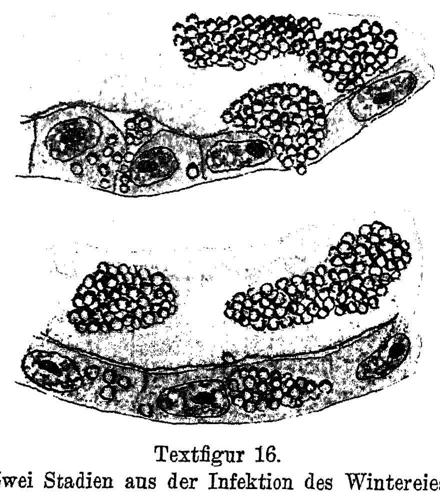
Die Textfig. 15 gibt in Umrißzeichnungen eine Vorstellung der Größenverhältnisse zwischen Ei und Pilzmasse. Diese ordnet sich in einen regelmäßigen Klumpen, der die Form eines Ovals oder einer Bohne annimmt und durch eine sehr regelmäßige Begrenzung gegen das Eiplasma und den Dotter ausgezeichnet ist. Dieses bildet eine feine Membran, die die Organismen wie einen Fremdkörper isoliert. Hier und da finde ich Dotter innerhalb der Membran oder Pilze außerhalb.

Der Zustrom aus der Leibeshöhle hört mit der Erreichung der gewohnten Invasion auf. Nur ganz vereinzelte Individuen bleiben wohl am Ende in der Nähe des Eistielchens im Follikelgewebe liegen (Fig. 5 II). Auch hieraus und aus der Isolierung im Ei erfolgt das

Bestehen einer merkwürdig geregelten Wechselbeziehung zwischen Pseudovitellusbewohnern und Ei.

Die Form der Wanderstadien der ersteren ist eine etwas andere als in den Zellen.[1] Außer runden Individuen finden sich nicht selten langgestreckte (Fig. 8 I), bei denen dann die Protoplasmawaben eine an quere Scheidewände erinnernde Anordnung erhalten. Außerdem sind für die Morphologie des Pilzes die Sproßverbände nicht unwichtig, die sonst nicht in dieser stark entwickelten Form auftreten. Es steht dies offenbar im Zusammenhang mit der wesentlichen Veränderung der Ernährungsbedingungen, die mit dem Übertritt in den Eidotter vor sich geht.

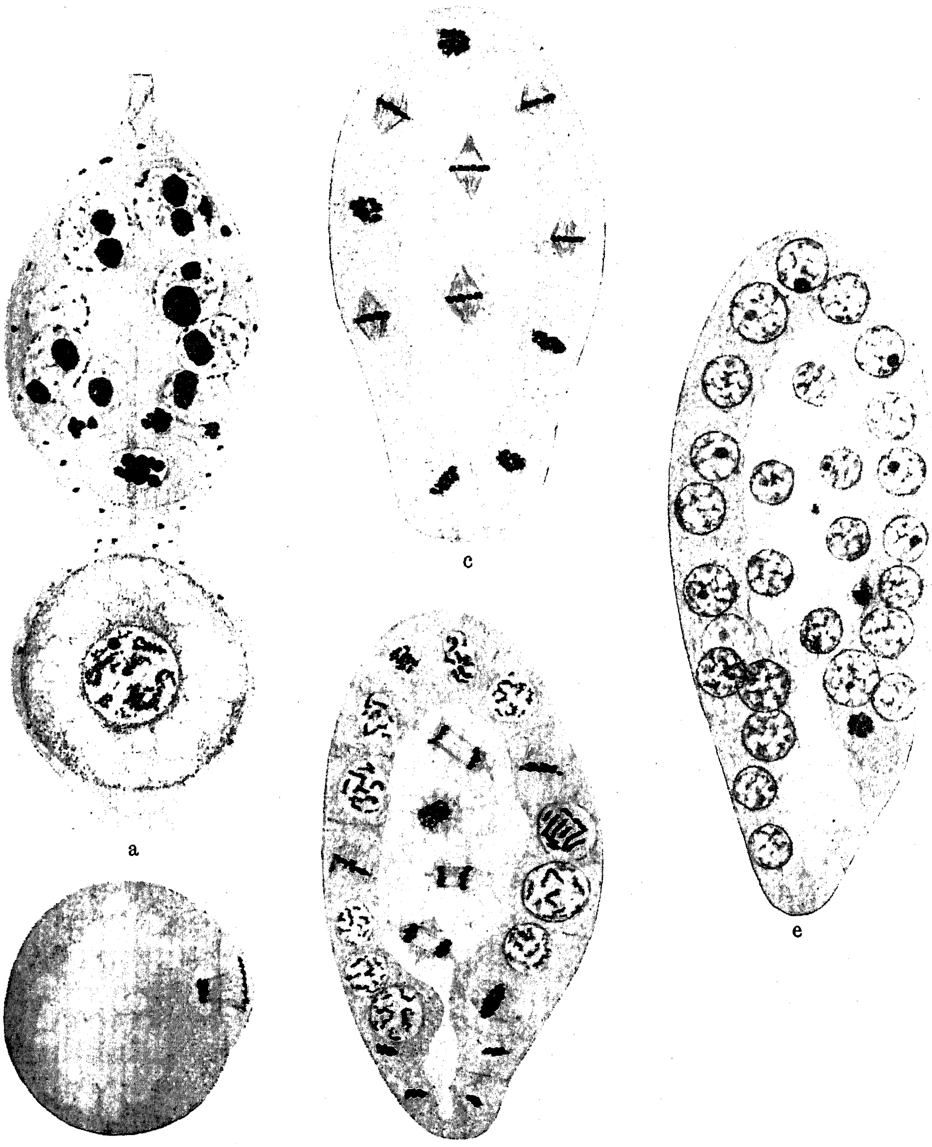
Erwähnt muß der Vollständigkeit halber noch werden, daß um den wieder dicker gewordenen Eistiel vom Follikel ein im Präparat glasiges Sekret ausgeschieden wird, das ihn völlig umhüllt und dessen Bedeutung ich nicht kenne. Fixiert liegt es in regelmäßigen Zacken und queren Falten um den Stiel, mit Eisenhämatoxylin färbt es sich tiefschwarz, mit Safranin leuchtend rot (Fig. 5). Möglicherweise hat es für das hier durchgleitende reife Ei eine Bedeutung, dessen Oberfläche nach der Ablage stark klebrig ist.



Textfigur 16.
Zwei Stadien aus der Infektion des Wintereies einer Aphide der Weide. (Original.)

Etwas modifiziert fand ich die Art der Infektion bei einer Aphide, die auf der Weide lebt. Dort drangen nicht einzelne Individuen ein, sondern traubige Verbände von solchen, die zunächst im Follikel liegen und sich von dort in den Dotter drängen. Infolge dieser Entstehung ist auch die definitive Pilzmasse des Eies keine gleichförmige, sondern aus solchen Häufchen zusammengesetzte (Textfig. 16).

Nach diesen Erfahrungen über die Infektion des Wintereies klären sich die Angaben über die Pseudovitellusbildung im Embryo der viviparen Generation ganz von selbst. Man lese im historischen Teil die betreffenden Seiten und es erhellt deutlich, daß die Pilze zunächst in die Follikelzellen des Embryos eindringen, die an seinem



Textfigur 17.
Lebenslauf einer vivipar erzeugten Aphide (*Aphis sambuci*), soweit sie pilzfrei ist.
a Nähreinrichtung mit unreifen Ovocyten. b Die einzige Reifeteilung.
c, d, e Blastodermbildung.

vegetativen Pol liegen. Diese werden vollgepfropft von den sich rasch mehrenden Eindringlingen, ihre Kerne degenerieren wahrscheinlich dabei und die Pilzmasse drängt sich zu ganz bestimmter Zeit in das Innere des Blastodermembryos. Die Stelle der Invasion ist schon lange vorher determiniert, indem auf frühen Furchungsstadien am hinteren Ende des Embryos, der sich dort etwas verengt, die innere Dotterzone näher an die Oberfläche dringt. Die Textfig. 17 macht diesen Prozeß in seinem Fortgang anschaulich. Sie stellt den Lebenslauf einer Aphide dar, soweit sie völlig symbiontenfrei ist. Dies dauert nur wenige Zellgenerationen an, denn auf das Stadium e folgt der Infektionsakt. Dessen Details überall dort, wo vivipare Hemipteren sich finden, vergleichend zu schildern, wäre Thema einer eigenen, nicht uninteressanten Untersuchung. Für die Aphiden würde sie wohl nur zu unwesentlichen Korrekturen der Will'schen Angaben führen, weshalb sie hier nicht ausgeführt wurde. (Hier sei anhangsweise auf den einzigen Richtungskörper aufmerksam gemacht, den diese Generation bildet (b), und auf dessen Persistenz bis in das Stadium e und wohl noch weiter, Dinge, die schon von anderer Seite beschrieben wurden.)

2. Die Symbionten der Cocciden (Taf. 3).

Die Symbionten der Cocciden sind bisher weitaus am besten bekannt geworden. Ich habe mich deshalb wenig mit ihnen beschäftigt. Ich habe die Angaben der Autoren bei meinen Formen lediglich bestätigen können. Einer Coccide (*Lecanium corni* Bouché) von der Rose möchte ich einige Worte widmen, da sie einen Typus von Symbiose verwirklicht, der der primitivste ist von allem, was bisher bekannt geworden ist (bei Insekten) und weil hier ein Modus der Infektion verwirklicht wird, wie er sonst nirgends vorkommt.

Die Symbionten haben eine Form, wie sie ähnlich schon wiederholt für Cocciden beschrieben wurde (vgl. die systematische Übersicht über diese). Sie sind etwa 5—6mal so lang als breit und meist an einem Ende stumpf, am anderen spitz auslaufend. Das kann aber variieren. Beide Enden können gelegentlich spitz oder abgerundet sein.

Ihr Protoplasma ist fein granuliert und birgt eine Anzahl größerer Körnchen, die im Körper gleich verteilt sind. Sie nehmen bei Delafield-Färbung einen rötlichen Ton an. Der Kern ist schwer zu beobachten.

Der Aufenthaltsort ist vor allem der Fettkörper. Dort findet sich eine große Anzahl Zellen in allen Stadien der Infektion, hochgradig beladene (Fig. 1), und schwächer infizierte. Ständig werden neue Zellen infiziert, denn die Pilze haben die Fähigkeit, im Fettgewebe zu wandern. Das belegt die Fig. 2, in der gerade der Moment erfaßt ist, wie ein Pilz aus einer Zelle in die Nachbarzelle übertritt. Das Plasma weicht dabei vor dem Eindringling zurück und bildet eine Scheide um ihn. Stets liegen die Organismen durch Plasmarinden voneinander getrennt.

Es ist klar, daß bei diesen Wanderungen viele Pilze in die Leibesflüssigkeit frei eintreten und sich überall in ihr finden. Auf diesem Wege gelangen auch die Symbionten zu den Eiern. Das Coccidenei besitzt eine wenigzellige Nähranlage mit riesigen Drüsenkernen, von denen ein Faserbündel in das anschließende Ei zieht und sich in dessen oberen Teil fächerförmig zerteilt. Im Gegensatz zu den meisten Aphiden wird von vornherein für jede Nährzellengruppe nur ein Ei angelegt. Sonst aber ist also der ganze Apparat ganz ähnlich dem der Aphiden.

Die Infektion aber ist eine ganz andere. Wenn das Ei kaum viel größer ist als die Nähranlage und in seinem Plasma eben die Dotterbildung beginnt, erscheint eine kleine Gruppe von den Pilzen zwischen Ei und Nährzellen. Sie durchbohren hier den Follikel und liegen zunächst in ihm und in den Räumen zwischen ihm, Ei und Nährstrang. Hier bleiben sie aber nun geraume Zeit. Die eigentliche Infektion des Eiplasmas selbst erfolgt viel später. Wenn die Nährkrone nur noch als Rudiment dem mächtig gewachsenen Ei aufsitzt und dessen Plasma den maximalen Grad der Dotterspeicherung erreicht hat, liegen sie noch zwischen Follikel und Ei. Dieses aber buchtet sich jetzt vor ihnen ein und in dieser Höhlung liegen die Pilze, deren Zahl recht gering ist. Es sind schätzungsweise etwa 15 Individuen. Diese Bucht aber schließt sich nun, es macht den Eindruck, daß Protoplasmafortsätze von den Wänden und dem Rand der Grube zwischen die Pilze eindringen (Fig. 4—7). Die Grube scheint nun wieder geschlossen und die Pilze liegen im Eiplasma. Hier können sie sich etwas voneinander entfernen und sind dann deutlich in je eine Plasmavacuole eingeschlossen. Um sie herum liegt eine dichtere, dotterfreie Plasmapartie.[1])

Es geht hier also die Infektion an einer entgegengesetzten Stelle und zeitlich verschoben vor sich, wenn wir mit den Aphiden

[1]) Während dieses Vorganges läuft die Eireifung ab (Fig. 8).

vergleichen und an das im folgenden beschriebene denken. Auch die so geringe Zahl der Eindringlinge ist merkwürdig, wenn wir sie mit der Infektion bei einer Cicade vergleichen (siehe Taf. 10 Fig. 5). Der Vorgang findet sich so nur bei einigen Cocciden. Putnam hat ihn, ohne zu verstehen, schon 1877 unter dem Mikroskop gehabt; Conte und Faucheron erwähnen den Vorgang wieder nach 30 Jahren, ohne ihn abzubilden. Pierantoni (1910) findet bei *Dactylopius* die Infektionsstelle ebendort. Der Modus unterscheidet sich aber dadurch, daß bei ihm nicht Einzelindividuen eindringen, sondern cystenartige Verbände und dadurch die Zahl der Pilze eine bedeutend größere ist.

3. **Die Symbionten der Aleurodiden** (Taf. 4).

Die relativ wenigen *Aleurodes*-Arten, die es bei uns gibt, gehören zu den günstigsten Objekten, um den „Pseudovitellus“ der alten Autoren, die Mycetome, wie wir heute sagen müssen, am lebenden Tier und am Totalpräparat zu studieren. Ich habe bei den verschiedenen Arten, die ich um München im Herbst fangen konnte, stets ein paariges Mycetom von lebhafter gelber oder gelblichbrauner oder mehr gelbroter Farbe gefunden.

Es muß als bedauerlich bezeichnet werden, daß wir über die Metamorphose und Anatomie dieser so merkwürdigen Tiere keine eingehenderen Untersuchungen besitzen. Sie wären einer monographischen Bearbeitung — auch in systematischer Hinsicht — wohl würdig.

Ich habe das Mycetom in einem Teil der Embryonalentwicklung bei *Aleurodes* spec.[1]) studiert. Es standen mir Larven und Puppen verschiedenen Alters zur Verfügung. Die Figuren, die sich auf ganze Tiere beziehen, sind von der Bauchseite gesehen, mit der die Tiere an der Blattunterseite festsitzen. Sie überwintern hier sowohl als Larven wie auch als Puppen, fallen mit den dürren Blättern zu Boden und entschlüpfen im Frühjahr als geflügelte Imagines. Eine Larve ist in Fig. 1 (Taf. 4) wiedergegeben. Der segmentierte Körper des Tieres liegt auf und in einer Scheibe von Fettgewebe, die nach außen durch einen Reifen von einer wachsartigen Substanz begrenzt wird. Die drei Brustsegmente tragen je ein embryonales Beinpaar, von denen stets das erste nach vorn gerichtet ist, auf die

[1]) Die Form ist wahrscheinlich neu, sie lebt auf Ahornblättern, ist aber völlig verschieden von *Al. aceris*.

hier liegenden Augen zu, und die beiden anderen nach hinten. Im dritten Abdominalsegment fällt sofort eine runde oder längliche lebhaft gelb gefärbte Masse auf, das Pilzorgan. In der Gegend des fünften Segments folgen die beiden Hoden des Tieres.

Liegt das Tier im Puparium, so ändern sich die Verhältnisse in merkwürdiger Weise. Von einem allmählichen Wachstum abgesehen, bleibt die Form der Tiere während der Puppenruhe die gleiche. Die äußere Kontur wird eine andere. Das ganze Gebilde wird von einer Palisade von Wachs, die in den Zeichnungen fehlt, umzogen und durch einen Deckel oben geschlossen, der aus der gleichen Substanz besteht und die Skulptur der Segmente fein abzeichnet. Das Tier ist so gegen die Winterfeuchte in idealer Weise geschützt. Der größere Teil seines Volumens besteht weiterhin aus Fett, so daß der Organismus wohl ausgerüstet erscheint.

Es ist nun einmal zu konstatieren, daß das Organ wächst. In den beiden folgenden Stadien, die abgebildet sind, ist es jedesmal etwas größer. Dies erscheint wenig merkwürdig, da ja auch die Tiere selbst entsprechend wachsen. Aber der Vergleich von Fig. 2 (Taf. 4) und Fig. 3 (Taf. 4) (zwei Männchen) demonstriert noch etwas Eigentümliches. Das Mycetom macht eine Wanderung nach rückwärts durch, auf den Hoden zu, und umwächst diesen völlig! Ist der Prozeß vollendet, so liegt das Organ jetzt im 5. und 6. Abdominalsegment (vorher im 3. und 4.). Die Figur zeigt, wie bei dieser Ortsveränderung das Organ in einzelne Teile vorübergehend zerlegt werden kann. Der Hoden ist dann kleiner geworden und liegt wie gesagt rings umgeben von Mycetocyten. Die Schnitte durch solche Tiere machen dies noch deutlicher (Fig. 6 u. 7). Man erkennt auf ihnen, daß die Pilzzellen rund und polygonal sein können, durch eine Membran zusammengehalten werden und einen in der Regel runden Kern besitzen. Der Hoden ist in beiden Fällen schon nahezu völlig mit wohlausgebildeten Spermien erfüllt, obwohl die Tiere noch eine lange Winterruhe vor sich haben, eine bei Insekten ja ziemlich allgemeine Erscheinung. Auf der Fig. 7 zerfällt das Doppelorgan in einen cranialwärts gelegenen Teil von reiner Mycetomnatur und einen analwärts liegenden von gemischtem Charakter, in dem der Hoden nur von einer einzigen Pilzzellschicht überzogen ist. Die Anlage des Vas deferens durchbricht diese. Doch variieren diese Lagebeziehungen und das gezeichnete Stadium dürfte ein relativ frühes sein.

Eine völlige Parallele finde ich in den weiblichen Tieren, nur modifiziert durch die andersartigen anatomischen Verhältnisse der

Geschlechtsdrüse. Von vornherein ist das Mycetom beim weiblichen Geschlecht viel größer. Entsprechend sind auch die Tiere größer, doch scheint, auch relativ, das Weibchen eine größere Pilzmenge zu besitzen. Diese liegt ebenfalls in der jungen Puppe im 3. und 4. Segment (zu einem kleinen Teil wohl auch im 2.). Die Ovarien aber dehnen sich im 3., 4., 5. und 6. Segment aus. Der Bau der Ovarien entspricht dem der Cocciden, nicht dem der Aphiden. Es handelt sich also um einen Zellstrang (Oviduct), der eine große Anzahl Seitenäste trägt, an denen, wie bei einer Traube die Beeren, die Eier mit ihren Nährzellen sitzen. In den Puppen, die mir vorliegen, ist noch keine Differenzierung in die beiden Zellsorten eingetreten. Eine solche Reifedifferenz zwischen den beiden Geschlechtern ist — so wenig wir sie erklären können — bei Insekten nichts Auffälliges. Mein Material gestattete mir, auch hier unzweideutig festzustellen, daß Nährzellen und Eizellen gemeinsamen propagatorischen Charakters sind. Auch die künftigen Nährzellen fanden sich auf Synapsisstadien, sind also tatsächlich Ovocyten erster Ordnung.[1])

Zunächst ist nun das Ovarium auch auf Schnitten völlig unabhängig vom Mycetom (Fig. 4). Aber ein nächstes Puppenstadium zeigt auch beim Weibchen dieses nach hinten gerückt. Es liegt nun im 4., 5. und 6. Segment, und schon am Totalpräparat lassen sich die Einährzellen nun längs des Mycetoms erkennen, dicht an seiner Oberfläche, aber nicht mehr in größerer Entfernung von ihm. Das Volumen des gelben Körpers hat nun ganz bedeutend zugenommen (Fig. 5). Schnitte aber lehren, daß die Volumenzunahme nur zum Teil eine tatsächliche ist. Sie zeigen, daß nun die Mycetocyten in den zentralen Teil des Ovars hineingerückt sind und überall die Räume zwischen den feinen Ästen ausfüllen. Der Vergleich der Fig. 8 (Taf. 4) und Fig. 9 (Taf. 4) wird diese Veränderung anschaulich machen. (Die Fig. 8 entspricht einem rechten Mycetom; das Ovar liegt nach innen. Die Fig. 9 einem linken; die Eizellen schauen fast alle nach innen.)

In beiden Geschlechtern sind wir also auf eine rätselhafte Ortsveränderung der Mycetome gestoßen, die zum Ziele hatten, von einem gewissen Stadium an eine innige topographische Beziehung zwischen Pilzen und Geschlechtsorganen herzustellen. Ich bin aus Mangel an Imagines nicht in der Lage, das künftige Schicksal dieser Be-

[1]) Daß Nährzellen gleichzeitig mit der künftigen Eizelle am Bukettstadium stehen, hat noch vor kurzem SENNA für *Tomopteris* gut illustriert.

ziehungen mitzuteilen, hoffe dies aber im Sommer nachtragen zu können.

Es erübrigt uns noch, die einzelne Mycetocyte genauer ins Auge zu fassen. Nirgends hat es anfangs solche Schwierigkeit gemacht, die *Pilznatur* dieser Zellen klar zu erkennen. Bilder, wie Fig. 10 und 11 boten sich mir vor allem: ein recht grobwabiges Plasma, das gelegentlich etwas auf den Kern zu zentriert war, und in der Regel durch feine Körnchenzüge in einzelne Sektoren geteilt wurde. Die gleichen Körnchen überziehen die Oberfläche der Zelle und liegen um den Kern herum. Bei Eisenhämatoxylin erschienen sie schwarz; bei zarter Delafield-Färbung aber blieben sie gelblich bis orange, so daß damit die Farbträger des Organs gefunden waren. Niemand würde, wenn er diese Zellen irgendwo im Insektenkörper beobachten würde, auf den Gedanken kommen, daß sie Hefepilze enthalten würden. Und doch hat ein genaues Studium gezeigt, daß eine solche Homogenität des Plasmas nur dadurch entsteht, daß die Pilze außerordentlich dicht aneinandergepreßt liegen.[1]) Tatsächlich gehört fast das ganze Plasma den Pilzen an, deren Abgrenzung man hier und da etwas deutlicher erkennen kann (Fig. 15). Bewiesen wurde dies aber erst, als ich wiederholt Zellen fand, die Absterbeerscheinungen zeigten. Dann waren die Kerne, die sonst ein gesundes Chromatinreticulum führten, pyknotisch und vielgestaltig. In solchen Zellen lockert sich das Gefüge der Pilze (Fig. 16 u. 17) und man sieht sie als runde und ovale Gebilde in verschiedenster Größe. Nun zeigt sich auch, daß die kernwärts ziehenden gelben Körnerreihen in dem spärlichen Wirtsplasma der Zelle liegen und so die Grenzen markieren. Diese Degeneration führt vielfach zum völligen Zerfall der Zelle. Dann finden sich freie Sproßverbände zwischen den übrigen Mycetocyten, die keine Zweifel mehr bestehen lassen. Die Individuen sind dann meist birnförmig und mit den Stielen aneinanderhängend. Sie enthalten stärker färbbare Massen, soweit sie kleiner sind, und einen schwer zu erkennenden sehr kleinen Caryosomkern (Fig. 18 in der Mitte). Die Zugehörigkeit zu Hefezellen wird durch solche Bilder sehr wahrscheinlich gemacht.

Entsprechend dem Wachstum des Mycetoms sind Teilungsstadien der Mycetocyten nicht selten (Fig. 11, 12, 13). Von allgemein cytologischem Interesse ist dabei, daß die Centriole die gelben Granula

[1]) Daraus kann man schließen, wie leicht an anderer Stelle solche Vorkommnisse können übersehen worden sein.

um sich sammeln. Dies ist schon der Fall, wenn die Kernmembran noch nicht aufgelöst ist und nur das Chromatin zu Chromosomen konzentriert ist. Dann liegen an zwei Seiten dem Kern kleine gelbe Sterne an. Die darauffolgende Mitose ist völlig normal.

Ich hoffe, die Geschichte der Pilze im Leib der Imagines, also vor allem die Infektion der Eier, nachtragen zu können. Daß infiziert wird, steht außer Zweifel, zumal SIGNORET schon 1867 neben dem Keimstreif im Eidotter einen gelben Körper notiert hat (Textfig. 10).

4. Die Symbionten der Psylliden (Taf. 5.)

Ich habe zwei Psyllidenspecies auf ihre Symbionten hin untersucht, die hierin im Prinzip sich ziemlich ähnlich verhalten, daneben aber doch bezüglich der Form ihrer Inwohner sich wiederum unterscheiden. Die Organe nehmen einen beträchtlichen Teil des ganzen larvalen Abdomens ein. Ich habe in Fig. 1 (Tafel 5) einen Schnitt durch den Hinterleib eine Psyllidenlarve, die auf der Weide lebte, wiedergegeben, um den Umfang des Mycetoms zu demonstrieren. Es nimmt auf den Schnitt etwa ein Viertel der Fläche ein, die durch das ganze Abdomen geht! Wie schon METSCHNIKOFF und WITLACZIL beschrieben haben, ist es gelappt und enthält zweierlei Zellsorten. Während sie deren Inhalt aber als Eiweißkugeln und ähnliches anführten, konnte ŠULC durch Zerzupfen daraus wiederum Pilze isolieren.

Bei der erwähnten Form besitzt das Mycetom jederseits zwei nach vorne gerichtete Lappen, die in der Mitte durch eine schmale Brücke verbunden sind. Diese ist auf der Figur aus einem der nächsten Schnitte hineinprojiziert. Zwischen den beiden Lappen jederseits liegt in der Einbuchtung ein dorsoventrales Muskelbündel, das wohl überhaupt die Lappenform bedingte. Schon bei schwacher Vergrößerung läßt sich unterscheiden, daß eine dunklere Zellschicht, die an manchen Stellen doppelt ist, und deutliche Zellgrenzen besitzt, ein helleres Syncytium umschließt. Die Ovarien liegen unmittelbar anschließend nach hinten, bei der Larve noch Zellhaufen aus jungen Ovocyten (Bukettstadien), die sich noch nicht in Nährzellen und Eizellen gesondert haben; handelt es sich um eine männliche Larve, so ist dagegen der Hoden jederseits schon zum größten Teil mit Spermien gefüllt, so daß also die gleiche Differenz besteht in der Entwicklungsschnelligkeit wie bei *Aleurodes* und so vielen anderen Insekten.[1]) Dann liegt das Mycetom zwischen den beiden langen

[1]) Es sei hier anhangsweise die interessante Tatsache mitgeteilt, daß sich die Spermatocyten dieser Psylliden als zu den wenigen gehörig herausstellten, die

spindelförmigen großen Organen, ist etwas kleiner und anders geformt.

Ein genaueres Studium ergibt, daß die Randzellen andere Pilze beherbergen als die Markzone. In ersteren, deren Kerne größer sind als die des inneren Syncytiums, liegen, dicht gedrängt, Pilze von länglich runder Gestalt, mit wenigen Granulationen im Plasma, dessen Waben dadurch in ähnlicher Weise gedehnt und deformiert werden, wie wir es schon öfters gesehen haben. Die Pilze im Innern sind sehr locker angeordnet, das Plasma ist außerordentlich vacuolisiert, die Umrisse der Inwohner sind größer, länger, vielfach etwas unregelmäßig (Fig. 2).

Dies ist aber nicht stets der Anblick des Organs. Die Pilze der Randzellen können längere Schläuche darstellen (Fig. 3), die des Syncytiums können dichter gedrängt sein, aber auch dann noch durch Größendifferenz und feinere Verschiedenheiten des Gefüges als zweite Form sich bekunden (Fig. 4). Daß es sich hier um zwei verschiedene, wenn auch sehr nahestehende Species handelt, kann keinem Zweifel unterliegen, auch ohne daß wir dies durch eine Parallelinfektion bestätigen können. Die Verhältnisse erinnern bezüglich Form und Ähnlichkeit der beiden Symbionten zu sehr an die Zustände, die wir bei Schaumcicaden gefunden haben (vgl. diese).

Auch die gelbliche oder orangefarbene Körnelung gewisser Partien des Mycetoms, die wir bei *Aleurodes* und *Aphrophora* fanden, stellt sich hier wieder ein (Fig. 4). Einmal liegen diese in einer Hülle, die das ganze Organ umgibt und dringen etwas zwischen die Zellen ein (wie bei *Aphrophora*); außerdem aber finden sich die gelben Körnchen zwischen den Pilzen in das Wirtsplasma eingelagert in beiden Zellsorten (ähnlich wie bei *Aleurodes*), besonders zahlreich in der inneren Zone, wenn sie so dicht ist, wie in Fig. 4.

Erst als es unmöglich war, in diesem Sommer noch geschlechtsreife Tiere dieser Psyllide zu finden, stellte es sich heraus, daß die Kenntnis der Infektion hier sehr erwünscht wäre. Ich fand nämlich bei dem größten Teil meines Materials noch einen weiteren Pilz, der in erster Linie die Fettzellen und die Körperflüssigkeit des Tieres bewohnte, sich aber auch in einzelnen Mycetocyten des Mycetoms breit machte (Fig. 5—7). Seine Form und seine Gewohnheiten sind ganz die der Arten, die in Cocciden so regelmäßig an-

ein so großes Wachstum an Kern und Plasma erleiden, wie es sonst nur bei Eiern statthat. Sie treten so in die Reihe zu den *Scolopendra*-Spermatocyten (Blackman), denen der Ostracoden (Schmalz) und der Spermatocytensorte bei *Paludina*, die oligopyrene Spermien liefert (Mewes).

getroffen wurden (vgl. Taf. 3 Fig. 1—3). Während bei einigen Tieren die Infektion als stark bezeichnet werden mußte, war sie in anderen sehr minimal. Bei einigen konnte ich nichts finden, was das völlige Fehlen aber keineswegs beweist. Da ich aber nur Material von einem Standort hatte, und solche Schwankungen vorlagen, ist eine accidentelle Erscheinung keineswegs ausgeschlossen. Interessant bleibt sie aber auch dann, da sie uns zeigt, wie eine solche Erwerbung zu einem dauernden Besitz einer ganzen Tiergruppe wie der Cocciden werden kann.

Manche Fettzellen sind reichlich erfüllt von dem Organismus, in manchen liegt ein einziges Individuum, die meisten bleiben frei. An verschiedenen Stellen habe ich auch, wie schon erwähnt, eine Invasion in das Mycetom konstatiert (Fig. 4). Es waren dann eigene, kleine Zellen mit noch erhaltenem Kern, in denen sie reichlich lagen. Andere Mycetocyten habe ich nie attackiert gefunden. Es wäre nun von Interesse, bei der Infektion des Eies neben den beiden üblichen Formen auch diese dritte wiederzufinden. Wenn die chemotaktischen Wirkungen des Eies auf den eventuellen Eindringling die gleichen sind wie auf die beiden anderen Formen, und dies ist nicht unwahrscheinlich, so würde damit eine dauernde Infektion durch drei verschiedene Pilze gewährleistet. Es sei hier vorausgreifend darauf hingewiesen, daß ja auch bei der *Cicada orni* sich außer den schlauchförmigen Pilzen des Mycetoms im Fettkörper — hier zweifellos konstant — ein Pilz findet, der in die bei Cocciden häufige Gruppe zu rechnen ist.

Die Form, die wir hier vor uns haben, ist schlanker, stabförmiger als diejenigen, die wir aus der Rosenschildlaus und der *Cicada orni* abgebildet haben. Der Kern ist fast so groß wie der quere Durchmesser und liegt in der Mitte des Pilzes, dessen Plasma starke Granulationen enthält. Gelegentlich finden sich zweikernige und entsprechend längere Individuen (Fig. 6), die dann sehr erinnern an die *Kermincola kermesina* ŠULC.

Auf eine Psyllide, die häufig auf der Esche lebt, beziehen sich die Fig. 8—12. Fig. 8, ein Stück des Mycetoms, erweist den gleichen Bau, eine Randschicht mit deutlichen Zellgrenzen und ein zentrales Syncytium. Die Pilze sind wiederum in beiden verschieden. In der Rinde sind es gedrungene kurze Schläuche, im Zentrum ein Geflecht sehr dünner Schläuche, das so dicht ist, daß nur das sorgfältigste Studium das Gewebe von einem gewöhnlichen, feinmaschigen Protoplasma unterscheiden läßt. Ohne durch den Vergleich mit dem Organ der Verwandten einen Hinweis zu besitzen, wäre es sehr leicht mög-

lich, hier einer Täuschung zum Opfer zu fallen. Die Kerne sind in diesem Syncytium schön rund und ihr Chromatin mehr reticulär verteilt, während sie in der Rinde und bei der anderen Form auch in der Marksubstanz sternförmig ausgebuchtet sind, was offenbar direkt mit dem viel kleineren Kaliber der Symbionten zusammenhängt.

Unter den Rindenzellen dieses Mycetoms habe ich recht häufig Teilungen und Vorbereitungen hierzu getroffen. Wir haben solche schon von den Mycetocyten der Aleurodiden beschrieben, Šulc gab ein Bild von einer Mitose einer Aphiden-Pseudovitelluszelle; es ist gewiß nicht uninteressant, hier nochmals an der Hand der Fig. 10—12 darauf aufmerksam zu machen, wie die Mycetocyten trotz einer enormen Einlagerung von Pilzen die Fähigkeit nicht verlieren, eine völlig normale Mitose zu durchlaufen, bei der die Pilze ganz passiv auf die beiden Tochterzellen übertragen werden. Man wird an die Teilung völlig mit Fett beladener Zellen erinnert, die ich oft bei Cocciden beobachtete, oder an die eines mit grobem Dotter beladenen Eies.

Zuzufügen bleibt noch, daß die Luftversorgung der Organe eine reichliche ist. Es dringen zahlreiche Tracheen auch in die Markzone ein.

5. Die Symbionten der Cicaden.

1. *Cicada orni* (Taf. 6, 7).

a) Bau und Lebensgeschichte des Mycetoms. Ich habe eine Anzahl verschiedener Cicaden aus Süd-Europa, Afrika und Japan untersucht und beginne zunächst mit der Behandlung der am genauesten studierten Form, mit *Cicada orni.*[1]) Im Abdomen der Larve findet man leicht das von Sulc bereits in großen Zügen beschriebene Mycetom. Da ich dieses eingehend auf Schnittserien und in verschiedenen Entwicklungsstadien untersucht habe, so konnte ich beträchtlich tiefer in seinen Bau eindringen als mein Vorgänger, der es lediglich zerzupfte und einen so wahllos herausgegriffenen Zustand der innewohnenden Pilze beschrieb.

Wie schon oben erwähnt (S. 29), liegen zu beiden Seiten im Abdomen in der Region des 7. und 8. Segments eine Anzahl Kügel-

[1]) Dem, der sich mit dem Objekt befassen will, sei hier mitgeteilt, daß ich das Material aus der gleichen Quelle wie Šulc bezogen habe, nämlich von der Naturalienhandlung Padewit in Zengg. Ich bekam Larven verschiedensten Alters in gutem Zustand geschickt und konnte sie lange Zeit am Leben erhalten. Sie saugten bei mir an frisch der Erde entnommenen Sambucus-Wurzeln.

chen, die als das Mycetom anzusprechen sind. In den jüngsten Larven, die mir zu Gebote standen und deren Hinterleib etwa 1,5—2 mm lang war, sind die Körper kleiner, mehr zusammengedrückt und deshalb weniger kuglig, als in alten Larven. Schnitte lehren, daß sie von einem Epithel und einer Markzone zusammengesetzt werden. Das Epithel ist einschichtig, stellenweise sehr gedehnt und deshalb flach. Die stark chromatischen Kerne sind oval und liegen tangential zur Oberfläche in ziemlich weiten Abständen. Das weitmaschige Plasma ist erfüllt von stark lichtbrechenden ovalen und rundlichen Ringen. Ihr Lumen ist im Verhältnis zur Stärke des Ringes klein, so daß sie im Gegensatz zu später zu schildernden Körpern plump erscheinen. Im Querschnitt erscheinen sie scheibenförmig abgeplattet. Dort, wo das Epithel besonders flach ist, liegen sie nur in einer Schicht (Fig. 12 Taf. 7), parallel der Oberfläche, an dickeren Stellen liegen zwei und drei Reihen unregelmäßig übereinander (Fig. 13 Taf. 7). Fig. 14 (Taf. 7) blickt von oben auf die merkwürdigen Ringe. Nach außen schließt ein Saum die Zellen ab.

Unter diesem Epithel findet sich ein regelloses Gemenge von Pilzen, während das Epithel selbst ausnahmslos davon völlig frei ist. Ihre Gestalt ist recht variabel. Eine Anzahl ist unregelmäßig geformt, mit teils spitzen, teils runden Ecken, wie sie die gegenseitige Lage mit sich bringt und etwa ebenso lang wie breit. Dies sind die Zustände, die, wie wir am Schluß der Beschreibung der Metamorphose dieser Pilze erkennen werden, den Ausgangspunkt unserer Schilderung darstellen müssen. Eine variable Zahl fast stets runder, stark chromatischer Kugeln ist in ihnen enthalten, die einen Durchmesser erreichen können, der $^2/_3$ von dem des ganzen Pilzes beträgt. Neben ihnen lassen sich hin und wieder sehr kleine Pünktchen aufdecken, die in einer hellen Vacuole liegen, und in denen wir mit gutem Recht die Kerne vermuten dürfen (Fig. 1 Taf. 7).

Von diesen plumpen Formen finden sich im Mycetom sehr junger Larven alle Übergänge zu langgestreckten Schläuchen von wechselndem Durchmesser, die von ersteren durch eine zu dieser Zeit auftretende Änderung in der Wachstumstendenz abzuleiten sind. Das ganze Territorium der Pilze ist aber aufgeteilt in eine Anzahl Zellbezirke des Wirtsgewebes, deren Kerne sich überall zwischen ihnen finden, vielgestaltige, gerne ausgebuchtete Kerne, deren Zellgrenzen aber bei dieser Form nicht aufzufinden sind. Das Protoplasma wird dabei durch die nach allen Richtungen wachsenden Inwohner gezwungen, weite Maschen zu bilden, und erscheint nur als zarte

Hülle zwischen den Schläuchen, doch derart, daß recht regelmäßig, jeder einzelne von diesen rund um durch das Wirtsplasma vom nächsten Pilz geschieden ist (Fig. 2 Taf. 7).

Größere Bezirke solcher Syncytien sind dann häufig durch deutliche Zellgrenzen voneinander getrennt.

Alle Teile des Organs verändern sich während des Heranwachsens der Larve; in alten Larven sind zunächst die Teilorgane des jederseitigen Mycetoms bedeutend größer geworden. Sie liegen noch allseitig vom Fettkörper umhüllt, aber scheinen mir lockerer, das heißt, mehr auseinandergerückt, als in jüngsten Larven. Dadurch tritt die einheitliche reichliche Luftversorgung durch einen Tracheenast des siebenten Stigmas deutlicher hervor, und das Organ bekommt das Aussehen einer Traube, wie dies schon Šulc gesehen. Dieser betont schon die reichliche Versorgung des Organs mit Sauerstoff und auf Schnitten läßt sich hierzu noch konstatieren, daß die umspinnenden Tracheen überall in das Epithel selbst eindringen, in diesem große Strecken entlang laufen, wobei der Tracheendurchmesser so groß wie die Höhe der Epithelzellen sein kann. Die Verästelungen, die sie dort abgeben, dringen, soweit sie feine Capillaren sind, auch in die Pilzmasse selbst ein. Wir werden diese reiche Sauerstoffzufuhr auch bei den anderen Cicadenmycetomen wiederfinden und zum Teil noch mehr vervollkommnet antreffen.

Das Epithel an den Mycetomen solcher Larven ist durchweg höher und die Zelleinschlüsse finden sich zum Teil in einer Form, die ich auf jungen Stadien nie gesehen. Besonders auf den Epithelkernen ist eine dichte Menge feiner Ringchen mit dünnem Rand und weitem Lumen aufgehäuft (Fig. 15 Taf. 7). Größe und Stärke wechseln ebenso stark wie die Verteilung in der Zelle. Die Lage auf dem Kern, von oben gesehen auch zum Teil rund um den Kern, ist wohl die häufigste. Oft ist die Menge so dicht, daß sich die Form der einzelnen Bestandteile nicht mehr sicher erkennen läßt, und es scheint dann, daß neben Ringen auch einfache geschlungene Fädchen vorhanden sind. Dazwischen aber liegen häufig einzelne Ringe von der plumpen Form, die ich schon beschrieben habe, und ich habe sogar Larven gefunden, deren Mycetomepithel fast nur solche enthielt, zum Teil mit völlig reduziertem Lumen und mehr kugligen Umrissen und in solcher Menge, daß es dicht damit vollgepfropft war. Die Kerne pflegen trotzdem den Eindruck normal funktionierender zu machen.[1])

[1]) Das Protoplasma dieser Zellen ist sehr flüssigkeitsreich und weitmaschig, was im Verein mit den großen Mengen eingelagerter Substanz zur Folge hat, daß

Im frischen Zustand erscheinen die Körper hell lichtbrechend, auf Schnitten pflegen sie keine Farbe anzunehmen und ihren gelblich lichtbrechenden Ton zu behalten (vgl. hierzu die Übersichtsbilder der Mycetome Fig. 1—3 Taf. 6). Nur das Eisenhämatoxylin gibt ihnen eine gräuliche bis schwarze Farbe. Sie sind in Wasser, Alkohol, Chloroform, Xylol unlöslich.

Bei den Pilzen hat die langgezogene Schlauchform vollkommen die Oberhand über die kurze Form gewonnen. Die Schläuche sind etwas schlanker geworden und ihr Durchmesser ist jetzt ein viel gleichmäßigerer. In beträchtlicher Länge schlingen sie sich wahllos durcheinander, sich innig verflechtend, so daß auf Schnittpräparaten unmöglich ein Aufschluß über ihre maximale Ausdehnung zu bekommen ist. Die Übersichtsbilder geben hierüber am ehesten einen Aufschluß.

Aus ihnen ist zu entnehmen, daß der Querschnitt der Teilorgane nun rund oder etwas eckig ist. Geht der Schnitt in Mitte derselben, so wird deutlich, daß sie sich jedesmal aus zwei Teilen zusammensetzen, die durch eine scharfe membranöse Grenze geschieden sind, so, daß die Figur einer Semmel entsteht (Fig. 3 Taf. 6). Dazu kommt aber noch, daß beide Teile oft in der Mitte mehr oder weniger weit auseinanderklaffen und so einen Hohlraum bilden, der mit einem unstrukturierten Gerinnsel ausgefüllt ist, ähnlich etwa einem Blastocöl. Im allgemeinen ist das Flechtwerk in der Mitte lockerer und gestattet dort die Pilze auf längere Zeit zu verfolgen (Fig. 1 Taf. 6). Es kommt auch vor, daß einzelne Kügelchen etwas miteinander verschmolzen sind, und die Pilzmassen beider Teile dann durch parallele, langgestreckte Züge verbunden sind (Fig. 2 Taf. 6).

Die „metachromatischen“ Kugeln sind wie in den jüngeren Zuständen erhalten. Von einem schmalen hellen Hof umgeben, kommen sie in verschiedener Größe in den Schläuchen vor, und zwar gestatten günstige Bilder die Beobachtung, daß sie in ihnen ihrer aufsteigenden Größe nach angeordnet sind. Ist ein Durchmesser erreicht, der dem des Schlauches gleicht, oder diesen sogar um ein kleines übertrifft, so kann die Kugel aus dem Pilz heraustreten, der sie dann eine Zeitlang noch in einer Nische festhält. Daneben finden sich Kugeln frei zwischen den Pilzen (Fig. 3 Taf. 7).

Untersuchen wir das Organ einer Imago, so finden wir weitere, diesmal zum Teil tiefgreifendere Veränderungen. Zunächst ist zu konstatieren, daß das Geflecht der Pilze ein dichteres geworden ist.

das Epithel bei der Fixation etwas quillt und sich von der Pilzzone abhebt. Dies ist in Fig. 1—3 (Taf. 6) der Fall.

Statt relativ weite Lumina zu lassen, liegen die Schläuche dicht aneinandergepreßt, so daß auf dem Schnitt mehr der Eindruck erweckt wird, daß es sich um kurze Formen handelt. Ein genaueres Studium bestätigt dies aber nicht und oft kann man noch ziemlich langgezogene Bänder finden (Fig. 4 Taf. 7). Protoplasmatische Scheidewände sind auch jetzt noch zwischen den Schläuchen vorhanden und halten nun, infolge des dichteren Gefüges, die Farbe fester als vordem. Die metachromatischen Kugeln sind auch noch vorhanden und zeigen oft hübsche Teilungsfiguren (wie auch schon in Larvenorganen). Wenn beide Kugeln schon ganz getrennt sind und jede um sich einen eigenen hellen Hof besitzt, kann sich noch eine feine Desmose zwischen ihnen ausspannen.

Das Epithel hat sich verändert. Es läßt außer einem lockeren Stäbchensaum eine Zone nach außen abgrenzen, die frei von Einschlüssen ist und deren Protoplasma regelmäßig in parallele Fasern differenziert ist, die senkrecht zur Oberfläche verlaufen. Auf diese folgt scharf abgesetzt die Einschlußzone mit dichten Mengen teils von kleinen Ringen, teils spindelförmigen Gebilden, die bisher viel seltener waren, mit Vorliebe den Epithelkernen oben aufliegend (Fig. 16 Taf. 7).

Diese Schilderung gilt aber nur für eine bestimmte Zone, allerdings die größte, der einzelnen Teilorgane. In jedem Bläschen gibt es eine Stelle gegen den Rand zu, in der schon bei schwacher Vergrößerung eine andere Struktur zu bemerken ist. Genaues Studium ergibt einen ganz allmählichen Übergang der Zustände in die schon geschilderten. In der Grenzregion wird zunächst das Gefüge der Pilze lockerer und der Protoplasmareichtum zwischen ihnen wächst entsprechend. An Stelle dünner protoplasmatischer Scheidewände treten stellenweise größere, breitere Komplexe auf, die die Pilze auseinanderschieben. Diese selbst geben ihre Schlauchform auf, werden ganz allmählich mehr oval in jenen Zonen und erhalten einen größeren Durchmesser dabei. Inwieweit dies auf Wachstum oder lediglich auf Verkürzung der Schläuche beruht, kann ich nicht angeben. In der Folge ist sicherlich ein beträchtliches Wachstum zu konstatieren (Fig. 6 Taf. 7).

Die beiden Prozesse, Formveränderung und Isolation durch größeren Plasmareichtum der Wirtszellen, schreiten fort, begleitet von einem dritten Faktor, einem bedeutend zunehmenden Kernreichtum, und führen zu Bildern wie Fig. 7 (Taf. 7), wo sich ganz vereinzelte ovale und rundliche Pilze zwischen mächtigen unregelmäßigen Kernen finden. Die Pilze liegen dabei gerne in Nischen der nicht

selten hufeisenförmigen Kerne eingeschlossen. Zu dieser Zeit gelang es wiederholt, die einfachen Caryosomkerne aufzudecken und ihre Teilung zu konstatieren (Fig. 7 an zwei Stellen). Es sind das äußerst feine Hantelfiguren, d. h. die durch eine haarfeine Desmose verknüpften Tochtercaryosome, um die sich ein mehr oder weniger deutlicher heller Hof legt.

Die Veränderungen an den Pilzen gehen weiter (Fig. 8). Aus den Teilungen resultieren anfangs kleinere, später große Nester. Diese stellen jetzt aber Hohlräume im Protoplasma des Wirts dar, die Pilze sind also nicht mehr durch Protoplasma voneinander getrennt. Die Abgrenzung ist eine scharfe, ovale, der sich die Kerne in ihrer Form anschmiegen. Damit sind wir unmittelbar am Rande des Mycetoms angelangt. Nur dort finden sich diese Nester.

Ein weiteres Spezifikum dieser Stellen ist eine bedeutend gesteigerte Sauerstoffversorgung. Durch das zum Schlusse einer weitgehenden Vacuolisation verfallende Protoplasma ziehen Tracheen von oft ansehnlicher Stärke. In Fig. 8 (Taf. 7) läuft auch an den Rand des Mycetoms fest angelehnt eine mächtige Trachee, deren eine Wand mitgezeichnet wurde.

Außerdem ist noch einer Erscheinung an den Pilzen zu gedenken, die während der Zeit ein beträchtliches Wachstum durchmachen müssen, da offenbar jedes Nest ein einziges Individuum als Ausgangspunkt hat. Schon vor der Nestbildung finden sich unter ihnen solche, die um ein rundes Korn von mäßiger Größe einen wechselnd großen runden Bezirk ihres Plasmas abgegrenzt haben. Mit seiner Größe nimmt der Grad der Selbständigkeit dieser endogen entstehenden Kugeln zu. Ihr Protoplasma ist dichter als das umgebende und von diesem oft durch einen schmalen (Schrumpf-?) Raum getrennt. Ich habe Individuen gefunden, bei denen das umgebende Protoplasma viel gröber vacuolisiert war, und die endogene Kugel — an den Rand getreten — offenbar in Begriff war, dieses, das an der Stelle schon etwas zerrissen war, zu verlassen.

Ich kann nicht mit Bestimmtheit angeben, ob die einzelnen Stellen, an denen diese merkwürdige Kette von Veränderungen abläuft, Gemeinsames haben, da es schwer ist, die einzelnen locker zusammenhängenden Kügelchen von ihrer natürlichen Lage zu schneiden, bin aber ziemlich sicher, daß es stets ihr nach innen schauender Teil ist, der dies durchmacht und der oft etwas ausgezogen ist, so daß die Form von kleinen Birnen entsteht. Ich kann auch nicht mit Bestimmtheit angeben, ob die Zerreißungen der Wandung, die man an diesen Stellen in den Präparaten beobachten kann, natür-

liche sind, oder beim Herauspräparieren erfolgten, sicher aber ist trotzdem, daß diese Pilznester, wenn sie den Höhepunkt ihrer Ausbildung erreicht haben, wie in Fig. 8, nach außen platzen. Denn genau in der gleichen Form kann man die Einzelindividuen zwischen den Eiröhren gelegentlich finden.

b) Die Symbionten des Fettkörpers.

Schon Šulc hatte gefunden, daß neben diesen Mycetombewohnern in den Fettzellen der hinteren Hälfte des Abdomens eine morphologisch davon sehr verschiedene Pilzspecies sich findet, die er als *Saccharomyces cicadarum* bezeichnete. Die Fettzellen sind dort buchstäblich ausgefüllt mit diesen Organismen (Fig. 4 Taf. 6). Jegliches Fett ist geschwunden, so daß sie überhaupt diesen Namen nicht mehr verdienen, sondern ausschließliche Mycetocyten geworden sind. Wie im Mycetom trennen nur dünne Protoplasmawände der Wirtszelle die Pilze, die dem *Saccharomyces apiculatus* var. *parasiticus* Linder aus Cocciden recht ähnlich sind. Zumeist besitzen sie Tränenform, sind etwas in die Länge gezogen dabei, können aber auch gelegentlich an beiden Seiten spitz auslaufen. Ziemlich konstant ist eine Vacuole, die im hinteren, dickeren Teil liegt. Das Protoplasma ist deutlich wabig. Ein sehr chromatophiles in eine Vacuole eingeschlossenes Korn, das stets in der Einzahl meist auch im dickeren Ende liegt, glaube ich wegen seiner Regelmäßigkeit, mit der es im Gegensatz zu gelegentlichen unbedeutenden metachromatischen Körnchen sich findet, als Kern ansprechen zu dürfen. Šulc tut dies ebenfalls.

Fig. 4 zeigt auch Teilungsstadien des Pilzes. Die Komponenten sind entweder gleichgroß, so daß regelmäßige, langgezogene Hanteln entstehen (das querliegende Individuum, bei dem die Kerne bereits wieder an den beiden entgegengesetzten Enden liegen), oder ungleich, so daß von einem sprossenden Vermehrungsmodus gesprochen werden muß (ein senkrecht stehendes Individuum der Figur).

Šulc konnte gelegentlich auch noch (am Totalpräparat) größere Verbände von bis zu vier Individuen beobachten.

Die Infektion der Zellen ist aber nicht immer eine so hochgradige. Vielmehr sind die Pilze befähigt, Wanderungen zu machen, wie wir dies bei den Pilzen im Fettgewebe und Leibeshöhle der Cocciden gesesehen haben, jedoch im allgemeinen nur von Zelle zu Zelle. In der Lymphe fehlen sie. So kann man Zellen finden, die noch gefüllt mit Fett sind und nur drei oder vier Individuen enthalten. Fig. 5 (Taf. 6) gibt einen solchen Ausschnitt aus einer

schwach infizierten Region. Das Fett ist bei der Behandlung ausgewaschen worden, die stark rot gefärbte Substanz stellt etwas anderes dar (Harnsäurekonkremente?). Aber auch Zellen, die sich bei einer Färbung wie in Fig. 4 (Safranin-Lichtgrün) als frei von weiteren Substanzen in größerer Menge zeigen, können bei einer Probe auf Glykogen als reich daran erkannt werden. Fig. 6 ist mit BEST'schem Karmin gefärbt. Überall zwischen den Pilzen, die dabei verwaschen blau gefärbt werden, ist Glykogen gefärbt worden, das ja auch sonst in Fettzellen der Insekten, besonders junger Tiere, nachzuweisen ist. Des weiteren findet sich in diesem Fall viel von einem Körper in Tropfenform in der Mycetocyte, der sich in Alkohol nicht löste und bei BEST homogen gelblich blieb. Ich kann über ihn nichts weiter aussagen, glaube aber, daß eine eingehende mikrochemische Analyse, die Fettzellen verschiedenen Alters vergleicht mit Mycetocyten von verschieden starker Infektion eine lohnende Aufgabe wäre. Hier sei nur noch angefügt, daß die Kerne stets einen normalen stark chromatischen Anblick bieten und ihre Oberfläche die gleichen tiefen Nischen besitzt, wie bei gewöhnlichen Fettzellen.

c) Die Infektion des Eies.

Wir können nun wieder zurückkehren zu den Pilzen des Mycetoms, die sich in den beschriebenen Nestern fanden und von dort aus das Mycetom verließen.

Das Ovar der Cicaden folgt in seinem Bau dem bei den Hemipteren gewohnten. Eine kolbenförmige Ansammlung von Nährzellen sezerniert auf dem Wege von Nährsträngen in die jüngeren Ovocyten, die älteren Ovocyten wachsen selbständig, beziehungsweise unterstützt von einer regen Secretion des umgebenden Follikels heran. Es sei an dieser Stelle darauf aufmerksam gemacht, daß die Cicaden für die Drüsenfunktion des Follikels ein außerordentlich günstiges Objekt sind. Bevor die große Speicherung des Dotters beginnt, ist das Eiplasma am Rande in eine komplizierte Anzahl von Zonen gegliedert, die verschiedene Etappen der Umwandlung des Follikelsecrets oder seines umwandelnden Einflusses auf das Eiplasma darstellen.

Die Infektion des Eies aber geht erst später vor sich, wenn das Ei schon reichlich gefüllt ist mit großen Dottertropfen. Dann haften am hintersten Ende des Eies, dort, wo der Follikel die Oberfläche desselben verläßt, und in eine kurze Zone flacher Zellen mit flachen Kernen übergeht, die rundlichen und ovalen Pilze außen an. Wir haben die gleiche zielbewußte Bewegung der Symbionten an

eine bestimmte Stelle eines Eies von stets dem gleichen Alter vor uns, die wir bei Aphiden in noch höherem Maße und auch bei den Cocciden gefunden haben.

Sie dringen auch hier in den Follikel ein, liegen dort in Höhlungen des Plasmas, oft zu zweien und mehr. Ob sie sich dort teilten, ist nicht sicher, denn es können ja ebensowohl einige zusammen eindringen. Die Wanderung geht weiter, die Pilze verlassen die Zellen am entgegengesetzten Ende wieder und gelangen in eine Höhlung, die vielleicht vorher mit einem zapfenförmigen Fortsatz des Eies ausgefüllt war (vgl. weiter unten die eingehenderen Beobachtungen an anderen Cicaden). Dann wären die amöboiden Fortsätze des Eies in die Höhlung auf Fig. 9 (Taf. 7) die letzten Reste dieses zurückgezogenen Teiles.[1])

In der Folge ist aber ein unzweifelhaftes Zurückweichen der Eioberfläche zu konstatieren, derart daß ein tiefer, ovaler Bruchsack in den Dotter gedrängt wird, von diesem durch die eingestülpte, verdichtete Eioberfläche reinlich geschieden und ausgefüllt mit einer Menge der Pilze. Nach hinten besteht noch eine breite Verbindungsstraße mit der Follikelhöhle, in der sich vereinzelte Nachzügler finden, ebenso wie im Follikel selbst. Von nicht geringer Bedeutung ist nun, daß in dem Gemenge der aus dem Mycetom stammenden Pilze sich vereinzelte Individuen des *Saccharomyces cicadarum* aus dem Fettkörper befinden (Fig 10 Taf. 7).

Damit ist die parallele Kontinuität beider Formen bewiesen. Wir werden diese bei drei weiteren Infektionsschilderungen wiederfinden und wollen hier vorprüfend bemerken, daß die Verhältnisse bei *Cicada orni* hierzu weniger günstig sind, da die Zahl der Fettkörpersymbionten bei der Infektion gegenüber den Mycetombewohnern unverhältnismäßig zurücktritt. So findet sich auf dem Schnitt Fig. 9 kein einziges Individuum. Die späteren Typen werden hier wesentliche Ergänzungen bringen und das stete Nebeneinander beider Formen augenscheinlicher machen.

Das Ende der Infektion besteht darin, daß das Ei sich hinter dem Bruchsack schließt und nun bis zu seiner vollendeten Reife am hinteren Pol einen distinkten rundlichen Pilzkörper aus zwei systematisch nicht gerade nahestehenden Formen aufweist.

Damit wird zum erstenmal die Infektion der neuen Cicadengeneration durch die Symbionten beschrieben. Šulc hatte dieselbe

[1]) Die Figuren zur Infektion sind in kleinerem Maßstabe gezeichnet als die bisherigen. Nur Fig. 11 gibt Pilze aus dem Ei bei gleicher Vergrößerung.

ebensowenig studiert wie die genauere Entwicklungsgeschichte der Pilze im Organismus, besonders im Mycetom. Die Form, die er als Mycetom bewohnend beschrieb, als länglich elliptisch, birnförmig oder tränenförmig, gehört offenbar den späten Zuständen an. Er benennt sie *Cicadomyces cicadarum.* Wenn er schreibt, daß sie einen oder mehrere sehr deutliche, kreisrunde Kerne besitze, neben unbedeutenden metachromatischen Körnchen, so sind das wohl die von uns beschriebenen homogenen Kugeln, die neben den sehr schwer zu sehenden Kernen vorhanden sind. Auch das Vorkommnis einer scheinbaren direkten Kernteilung, das er erwähnt, paßt auf diese (Fig. 5 Taf. 7). Daraus, daß Šulc keine langen Pilzschläuche bei seinen Zupfpräparaten gefunden hat, muß man vielleicht schließen, daß bezüglich ihrer Umbildung Variationen derart auftreten können, daß (eventuell schon frühzeitig) fast der ganze Inhalt den Infektionszustand bekommt.[1])

2. Cicade aus Japan (Taf. 8).

a) Die Pilze im Mycetom und Fettkörper.

Bevor wir allgemeinere vergleichende Betrachtungen anstellen wollen, sollen erst noch die Verhältnisse zweier anderer Cicaden besprochen werden. Wird schon die Überlegung, daß bei den verschiedensten Insektengruppen Analoges bezüglich der Symbionten sich findet, dazu zwingen, in ihnen nicht mehr ein gelegentliches Kuriosum, sondern ein prinzipielles Vorkommnis zu sehen, so mag dies befestigt werden dadurch, daß auch bei nahverwandten Vertretern weit getrennter Verbreitungsgebiete sich bis in die Details gleiche Vorgänge finden lassen.

Es war mir möglich, aus der königl. bayr. zoologischen Staatssammlung Cicaden aus Japan und Liberia zu bekommen, die trotz ihrer einfachen Alkoholfixierung bezüglich ihres Erhaltungszustandes nichts zu wünschen übrig ließen.[2]) Ich beginne mit der japanischen Form, denn sie besitzt die größte Ähnlichkeit mit der *Cicada orni.* Auch hier findet sich im Abdomen ein Mycetom vom gleichen Bau auf jeder Seite. Fig. 1 gibt ein Stück einer Randpartie aus einer Imago. Nach außen schließt eine epitheliale Hülle ab, die aber nicht streng einschichtig ist, sondern ein Syncytium darstellt, in dem viel-

[1]) Vergleiche hierzu das Mycetom der folgenden Form.

[2]) Die Formen konnten bis jetzt nicht bestimmt werden. Ich hoffe dies aber anderwärts nachtragen zu können.

fach zwei Kerne übereinander liegen. Sie ist überzogen von einem starken Randsaum und ebenfalls erfüllt von Granulationen, die an die Stelle der Ringe und Scheiben treten. Hier sind es kleine, oft nur punktförmige Körperchen die jedesmal im Zentrum der großen Plasmawaben liegen. Die Pilze selbst liegen wieder nur in der Markschicht, die abermals in einem Syncytium von Wirtszellen besteht. Ihre Form ist rundlich, oval, oft durch den gegenseitigen aus der Dichte des Gefüges resultierenden Druck deformiert; sie führen die gleichen chromatischen Kugeln. Da ich nun keine Jugendstadien dieser Tiere besitze, so müssen wir lediglich aus dem Vergleich mit den Mycetomen der erwachsenen *Cicada orni* annehmen, daß diese Pilze auch als Endstadien von langen Fäden erst auftreten. Dafür spricht auch, daß die Kerne zwischen den Pilzen viel zahlreicher sind und häufig ganz bizarre Umrisse besitzen.

Weiterhin findet sich im Fettkörper eine zweite Form, die analog dem *Saccharomyces cicadarum* Šulc lebt. Sie unterscheidet sich aber morphologisch beträchtlich von ihm (Fig. 2). Die Einzelindividuen sind entweder rund oder tränenförmig, im letzten Fall aber nicht so langgezogen, wie der *Saccharomyces cicadarum* oder *apiculatus parasiticus* Lindner. In der Regel führen sie eine große Vacuole, ähnlich dem *Sacch. cicadarum*, einen deutlichen, mit hellem Hof umgebenen Caryosomkern. Die Teilung ist entweder eine gleichwertige. Dann schnürt sich der vorher runde Pilz biskuitförmig ein, es teilen sich die Vacuole und der Kern. Letzterer rückt an die entfernten Pole, und es besteht nur noch eine Verbindung von hellem Plasma in der Mitte, das der Auseinanderbewegung entsprechend etwas faserig differenziert ist (Fig. 7, 8 Taf. 8). Die andere Art der Vermehrung, die viel häufiger ist, und den Mycetocyten den Charakter gibt, ist die Sproßbildung. Es finden sich hier die mannigfachsten Bilder. Eine tränenförmige Zelle kann an einem feinen Stiel an seiner Spitze ein sehr kleines Tochterindividuum der gleichen Form tragen. Dieses löst sich mit dem Heranwachsen nicht los, der Teilungsprozeß schreitet vielmehr an der beiden gemeinsamen Verbindungsstelle fort und so entstehen größere Kolonien, die stets mit der Spitze zusammenhängen. Nie dagegen kommt es zu einer Kettenbildung, wie gelegentlich bei dem entsprechenden Pilz der *Cicada orni*. Die Vacuole liegt stets auch in den Sproßverbänden dem spitzen Teil zu, der Kern dahinter im abgerundeten. Die Vacuole kann durch mehrere kleinere ersetzt sein. Das Plasma enthält weitere färbbare Partikeln (Fig. 3—5 Taf. 8).

In den Fettzellen und solchen, die es gewesen sind, nun aber keinerlei Fett enthalten, liegen nun im Plasma neben einzelnen Individuen meist ganze Kolonien, zwischen die das Wirtsplasma ein Stück weit Scheidewände schickt, so daß oft kleeblattähnliche Figuren entstehen. Ich habe diese Form (1911) *Cicadomyces šulcii* benannt, einer bezüglich seines Gattungsnamens nur provisorischen Benennung.

b) Die Infektion der Eier.

Die Infektion der Eier geschieht wie bei *Cicada orni* am hinteren Pol und bedingt zuerst eine Infiltration der dortigen Follikelzellen. Es sind auch hier auf den uns vorliegenden frühesten Stadien nur Zellen, die hinter dem Ei liegen und einen, wohl sicher erst sekundären Hohlraum umschließen, der vorher vom Ei ausgefüllt wurde. Die Kerne dieser Zellen werden dabei ausgebuchtet, genau wie in den Mycetocyten und Mycetosyncytien. Ihr Plasma wird stark vacuolisiert, denn überall in ihm finden sich die Pilze eingebettet. Und zwar lassen sich auf den ersten Blick die beiden so differenten Formen durcheinander finden. Im Follikel selbst finden sich vor allem die Pilze des Fettkörpers, und nur vereinzelte von dem großen nicht vacuolisierten Typus. Daß diese ersteren sich hier rasch vermehren, erscheint ziemlich sicher, denn es finden sich zahlreiche Sproßverbände, von denen es unwahrscheinlich ist, daß sie als solche den Weg von den Fettzellen zwischen die einzelnen dicht aneinanderliegenden Eiröhren machen und in dieser Form das Epithel durchdringen; und es müßten sich ferner zwischen den Eiröhren viel häufiger Pilze nachweisen lassen, als dies der Fall ist. Die innere Höhle ist zunächst nur von dem Mycetombewohner erfüllt, der reichliche metachromatische Kugeln enthält und außerdem die kleinen primitiven Kerne, die sich ebenso teilen wie bei *Cicadomyces cicadarum*. Die Pilze gelangen durch Platzen in die Höhlung; das spongiöse Follikelplasma ist an seiner inneren Oberfläche überall zerrissen. Die Höhlung enthält eine fädig gerinnende Flüssigkeit.

Das Ei hat schon viel Dotter zu dieser Zeit gebildet und fängt an, sich einzustülpen. Die Fig. 10 (Taf. 8) zeigt gerade den ersten Beginn dieses merkwürdigen Vorganges, den wir ja schon kennen lernten, einen kleinen Trichter in der Mitte des hinteren Endes. Dieser wächst zu einer tieferen Bucht, die Verhältnisse sind aber durchweg zierlicher und kleiner als bei der *Cicada orni* oder gar der exzessiven folgenden afrikanischen Species. Entsprechend dem Befund, daß zunächst nur Mycetompilze in der Höhlung waren, aus

dem man vielleicht den Schluß ziehen darf, daß diese auch vor den anderen in den Follikel dringen, finden sich auch in der Einstülpung zunächst nur diese. Das Lumen wird anfangs bei weitem nicht ausgefüllt. Später aber drängt alles nach, es folgen Stadien, die analog der Fig. 10 (Taf. 7) sind, bis die Abschnürung des keulenförmigen Sackes erfolgt. Die Pilzmenge im Ei ist nun hier kreisrund, und enthält mehr von den kleinen als von den großen Pilzen, ohne daß ein so großes quantitatives Mißverhältnis besteht, wie bei *Cicada orni*. Die Pilze liegen dichtgedrängt, so daß die großen überall Nischen bilden, in denen die kleinen liegen, was ein hübches, regelmäßiges Bild hervorruft (Fig. 11, 12 Taf. 8).

Auch am hintersten Eipol schiebt sich jetzt zwischen Pilze und Follikel eine wenn auch schmale Dotterstraße. Im Follikel aber sind gar nicht wenige von den Symbionten übrig geblieben.

3. Cicade aus Liberia.

a) Das Mycetom (Taf. 9).

Bei unserem dritten und letzten Vertreter der Stridulantia, einer Form aus Liberia, sind die Verhältnisse wesentlich anders gelagert. Sie sind um einen Schritt komplizierter. Zu dem zweifellos primitivsten Zustand einer Invasion der Fettzellen haben sich eigene Organe gesellt, die ausschließlich im Dienst einer zweiten Pilzspecies stehen. Bei der vorliegenden Form finden wir abermals zwei verschiedene Pilze, aber keine Bewohner des Fettkörpers. Die zweite Form lebt ebenfalls im Mycetom und gestaltet dessen Bau um so komplizierter.

Die Mycetome liegen in der gewohnten Gegend, werden, wie bei den anderen Cicaden, von einem Epithel überzogen, das Einschlüsse führt. Diese sind teils in der Ringform anzutreffen (wie bei *Cicada orni*), teils punktförmige Konkremente in je einer Plasmawabe (wie bei der japanischen Form, so daß wahrscheinlich ist, daß auch diese an anderen Stellen Ringe aufweisen wird). Innerhalb des Epithels aber ist das Organ nicht einheitlich, sondern es folgt zunächst eine zweite viel breitere Ringzone, die sich scharf von der Markzone absetzt (Fig. 1 Taf. 10). Die Ursache ist die, daß die zweite Ringzone die Wohnung einer Pilzspecies ist und die Markzone die einer anderen. Beide sind also räumlich scharf voneinander getrennt und nie kommt eine Vermengung der gewöhnlichen vegetativen Zustände vor.

Die Sauerstoffversorgung dieses Organs erreicht den Höhepunkt unter den von mir untersuchten Fällen. Fig. 1 zeigt, wie im Epithel Tracheen ziehen, Fig. 3 (Taf. 9) fügt dem zu, daß diese auch von hier in die erste Pilzzone übertreten, gelegentlich in einer Stärke, die dem Durchmesser der ganzen Zone gleichkommt. Diese aber wiederum geben sehr feine Äste in Menge in die Markzone weiter. Während in der ersten Zone die Kerne unregelmäßig verteilt und — wenigstens bei meinem Material, das nur aus Imagines besteht — stark degeneriert sind (unter Auftreten einer hochgradigen Vacuolisation), liegt im Mark eine bestimmte Anordnung vor. Die Kerne liegen nicht wie bei den bisher studierten Cicaden unabhängig voneinander, sondern sind in Züge hintereinandergereiht, die dadurch, daß das jeweils dazugehörige Plasma verschmilzt, kontinuierlich werden. Aber auch ihr Verlauf ist geregelt. Sie ziehen ungefähr alle zu einem Punkt, nämlich der Stelle, an der die Pilze infektionsbereit werden. Auf einzelnen Schnitten kommt dies nicht so sehr zur Geltung, doch ist die Erscheinung einigermaßen aus dem Übersichtsbild der Fig. 1 abzulesen. Diese Zellzüge selbst sind völlig frei von Pilzen, zwischen ihnen aber durchflechten diese das Plasma nach allen Richtungen. Das Ganze ist ein recht kompliziert gebautes Syncytium.

Die feinsten Tracheenendverästlungen folgen nun diesen Zellketten durchweg; es sind Capillaren, die keine Spiralleisten mehr besitzen, sondern nur unregelmäßig pigmentiert sind. Fig. 3 zeigt, wie eine solche von der Ringzone einbiegt und längs dem pilzfreien Plasma in die Tiefe verläuft.

Es ist nun von Wichtigkeit, daß wir bei dieser tropischen Form im Prinzip genau die gleichen Vorgänge an den Pilzen beobachten können, wie bei der *Cicada orni*. Bei geschlechtsreifen Tieren — solche allein lagen mir vor — besitzt die innenliegende Form eine langgezogene schlauchförmige Gestalt. Plasmawaben trennen die Pilze (Fig. 6, 7); in anderen Regionen waren die Organismen auch etwas gedrungener, soweit sich dies auf Schnitten überhaupt mit Sicherheit sagen läßt. Die Kerne zeigen ein Caryosom und ein feines Flüssigkeitsbläschen. Dieser Zustand verändert sich aber in einer bestimmten Gegend des Mycetoms, nämlich dort, wo die Zellzüge des großen Syncytiums zusammenlaufen (die lichte Stelle in Fig. 1 am Rande links). Dort finden sich, in einer gewissen Entfernung vom Rande Bilder, wie sie Fig. 8 (Taf. 9) wiedergibt. Es wachsen nämlich die einzelnen Pilze beträchtlich an, ihre Form wird dabei rund oder gedrungen länglich und die einzelnen Individuen

rücken etwas mehr voneinander. In solchen Individuen habe ich hier und da sehr deutliche Mitosen gefunden (Fig. 8), zwei Tochtercaryosomkerne, die eine feine Desmose verbindet, ohne daß die Zelle selbst sich schon einschnürte. Dieser Zustand trat genau so bei der *Cicada orni* ein (vgl. Fig. 6 Taf. 7). Auch die folgenden Erscheinungen laufen parallel. Es finden sich mehr Wirtskerne in dieser Region, wenn auch nicht so dicht gedrängt wie bei *Cicada orni* (vgl. Fig. 7 Taf. 7), und es bilden sich cystenartige Pilznester. Hierbei ist aber ein Unterschied zu vermerken. Bei *Cicada orni* liegen sie im Syncytium, während die afrikanischen Tiere etwas Merkwürdiges aufweisen. Es bilden sich nämlich, nachdem die abgerundeten Pilze noch weiter auseinanderrückten, im Syncytium Zellgrenzen heraus mit meist einem oder auch zwei Kernen, die anfangs nur wenige Pilze enthalten (Fig. 9). Innerhalb dieser Zellen vermehren sie sich nun zu den cystenartigen Nestern (Fig. 10 Taf. 9). Solche können mehrere in einer Mycetocyte liegen, von der anfangs noch ziemlich viel Protoplasma frei bleibt. Der Endzustand aber ist der, daß sie ziemlich mit den Pilzen vollgestopft werden (Fig. 11 links). Von den Wirtskernen ist zu berichten, daß sie, im Gegensatz zu der starken Färbbarkeit im Syncytium, zu dieser Zeit sich meist nur blaß färben, deutliche Zeichen von Degeneration tragen und ein schaumig vacuolisiertes Kerngerüst mit vereinzelten nucleolenartigen Körperchen bekommen. Zu dieser Zeit lockern sich die Mycetocyten voneinander, erhalten infolgedessen runde und ovale Umrisse und liegen an der Grenze zwischen innerer und äußerer Pilzzone.

Wir müssen nun das Schicksal der anderen, in der Ringzone lebenden Form nachholen, das in einer ganz merkwürdigen zweckmäßigen Kongruenz besteht.

Im Gegensatz zu den Pilzen im Mycetom der *Cicada orni* war die eben behandelte Species frei von beträchtlicheren metachromatischen Massen. Die Rindenform ist ihr in dieser Hinsicht ähnlicher. Sie weist die gleichen stark tingierbaren Kugeln in allen Größen auf (Fig. 12, 13 Taf. 9), ist zum Teil länglich schlauchförmig, wie auch die Species im Innern, nur etwas größer und robuster (Fig. 13), vielfach aber auch bedeutend größer und verkürzt (Fig. 2, 14). Der letztere Zustand entspricht dann dem der Fig. 8. Denn solche Formen grenzen wiederum Zellen um sich ab, um sich in ihnen zu teilen und sie endlich prall zu füllen (Fig. 15, 16, 17), während sie vorher in einem Syncytium lagen. Nun ist es besonders merkwürdig, daß diese Mycetocytenbildung auch nur in einer bestimmten Region

der Rinde vor sich geht, nämlich wo diese an den Mycetocytenbildungsherd der Markzone grenzt. Die Scheidewand zwischen beiden aber reißt an jener Stelle durch und gleichzeitig platzen die pilzführenden Zellen, so daß dort ein Gemenge beider Formen im gleichen Entwicklungszustande entsteht! Fig. 11 gibt ein typisches Bild einer solchen Stelle: Links eine Zelle mit der Form aus dem inneren Bezirk, deren Membran eben zerstört wird, rechts davon beide Formen frei und durcheinander.

b) Die Infektion des Eies (Taf. 10).

Wir haben die merkwürdige Harmonie studiert, die die beiden getrennten Pilzsorten zu gleicher Zeit an der gleichen Stelle dazu führt, die Umwandlungen einzugehen, die wir als der Infektion vorangehend schon früher bei einer Form aus einem anderen Erdteil kennen lernten.

Diesmal ist es ein Gemenge von zwei Typen, das das Mycetom verläßt und sich zu den Eiröhren begibt, die zu dieser Zeit den größten Teil des Abdomens erfüllen und den Mycetomen dicht anliegen.

Das junge Ei, das noch keinen Dotter aufspeicherte, hat hinten einen scharf vom eigentlichen Eileib abgesetzten Zapfen, der von höherem Follikelepithel überzogen wird als die übrigen Teile (Fig. 1 Taf. 10). Dieser Zapfen wächst mit dem Ei zunächst an und markiert insofern die Stelle der Infektion, als nur die ihn verhüllenden Follikelzellen als Eingangstore für die Pilze benutzt werden. Wenn das Ei einsetzt mit der Dotterspeicherung, derart, daß zunächst eine Randzone kleiner Deutoplasmatröpfchen vorhanden ist, die unter der Tätigkeit des Follikels entsteht, der Zapfen aber noch frei ist von Dotter, oder nur wenige feine Körnchen enthält, dringen diese dort ein und erfüllen, beide Sorten nebeneinander, bald die Zellen. Da unter solchen Umständen eine nutritive Tätigkeit dieser Zellen nicht statthaben kann, bleibt die Dotterspeicherung in dem Eifortsatz stehen, der zu dieser Zeit wie das übrige Ei mit einer stäbchensaumähnlichen Zona radiata überzogen ist. Ein weiterer solcher Saum findet sich aber auch an der Oberfläche der den Fortsatz berührenden Follikelzellen (wie leichte Schrumpfung lehrt, Fig. 2 Taf. 10).

Die Follikelkerne werden von ihrer anfänglichen Lage etwa in der Mitte der Zellen durch die Pilze mehr an die Außenseite gedrängt und ihre Form im gleichen Sinne deformiert, wie bei dem japanischen Tier. An dieser Stelle machen die Symbionten eine Weile das Wachstum des Eies und auch der von ihnen bewohnten

Zellen mit, und vermehren sich augenscheinlich bedeutend währenddem. Dann folgen Stadien, wie wir sie schon kennen, daß der Fortsatz einbezogen wird, so daß ein leerer Raum entsteht, in den sie nachdrängen (vgl. Fig. 11 Taf. 8 u. Fig. 10 Taf. 7), und die Einbuchtung des Eies. Dieser folgt auch die Zona radiata, verliert aber dabei ihre charakteristische Struktur und stellt zunächst nur noch einen homogenen Saum dar, hinter dem ein Streifen dotterfreies Plasma liegt, das dem des nach innen gedrängten Fortsatzes entspricht.

Der Stäbchensaum der Follikelzellen muß natürlich von den austretenden Pilzen überall zerrissen werden. Es ist eine rätselhafte Gesetzmäßigkeit, daß der an das Ei unmittelbar anschließende Zellring, der von etwa zwei Zellenlagen gebildet wird, stets frei bleibt von Pilzen [1]) oder höchstens ein ganz vereinzeltes Individuum enthält. Fig. 3 zeigt nun recht hübsch, wie an diesen natürlich der Saum — zunächst wenigstens — intakt bleibt.

Die Menge an Pilzen, die bei unserem Tier ins Ei übertragen wird, ist reichlich größer als bei den bisher besprochenen. Daher erreicht auch die Einsackung eine enorme Größe (die Bilder sind bei gleicher Vergrößerung gezeichnet, wie die bisherigen Infektionsbilder, aber beträchtlich verkleinert!). Sie wird mehr als noch einmal so lang wie breit. Immer mehr von dem Inhalt der Follikelzellen drängt sich hinein, diese werden immer leerer, so daß ihre Kerne zum Teil wieder ihre alte Lage einnehmen und bei manchen nur noch die großen Vacuolen im Plasma an die Invasion erinnern, die sie erlitten haben. Die Kerne sind dabei im Verhältnis zu den beträchtlich gewachsenen eigentlichen Follikelkernen an Größe zurückgeblieben (Fig. 4 Taf. 8).

Ist die Übertragung vollendet, so hat der Pilzkörper des Eies breit ovale Form und ist gegen das Dotterplasma durch eine zarte Membran, die sich genetisch als die mächtig gedehnte Zona radiata ansprechen läßt, geschieden, hinter der sich nun die Dotterschollen ohne Zwischenschaltung eines freien Plasmas anschließen (Fig. 5 Taf. 10).

Immer sind auf den ersten Blick die kleine und die große Form nebeneinander zu finden. Die letztere ist in der Minderzahl, entsprechend hierin der geringeren Quantität auch im Mycetom (eine Relation, die aber für *Cicada orni* nicht gilt). Ich zähle auf einem Schnitt wie in Fig. 5 etwa 800 Individuen getroffen, wovon $^1/_{10}$ auf

[1]) Das läßt sich auch bei den anderen Arten beobachten.

die große Form fällt. Das gibt eine Vorstellung von der gewaltigen Individuenzahl im ganzen ovalen Körper, die in erster Linie auf Teilungen innerhalb desselben zu setzen ist; primitive Mitosen der kleinen Sorte, die von äußerster Kleinheit sind, finden sich auf Fig. 18 (Taf. 9). Sie entsprechen denen im Mycetom (Fig. 5).

6. Die Symbionten der Cicadelliden (Taf. 11).

a) Das Mycetom.

Die Schaumcicaden sind ein zum Studium der Pilzorgane der Insekten besonders geeignetes Objekt. Überall in Menge erhältlich, lassen sie die Mycetome schon äußerlich erkennen und die weichen im „Speichel“ lebenden Larven sind auch technisch recht bequem. An allen Arten, die ich im Laufe des Sommers daraufhin prüfen konnte, ließ sich am Abdomen zu jeder Seite in einer konstanten Segmentzahl ein länglich-ovaler Flecken sehen, der lebhaft orangerot oder gelb in verschiedenen Nuancen gefärbt erschien. Die einzelne Species ist hierin konstant.

Zu eingehenderem Studium habe ich eine Cicade an der Weide (*Aphrophora salicis*) gewählt. Fig. 1 (Taf. 11) gibt eine Farbenskizze von einer noch sehr jungen Larve (Länge 3 mm); sie ist schräg von unten wiedergegeben, so daß die Tergitwülste deutlich werden, die für die Larven charakteristisch sind; es sind das jederseitige schmale Epithel- und Cuticuladuplikaturen der Abdominalsegmente. Im dritten, vierten, fünften und sechsten Segment breitet sich oberhalb von ihnen der besagte rote Flecken aus. Die folgenden Segmente sind frei davon. Ein Querschnitt durch eine solche Larve ist in Fig. 2 wiedergegeben, er stellt etwa ein Viertel des ganzen Tieres dar und gestattet uns einen Einblick in die Ursache der merkwürdigen Färbung. Die Farbe ist an die Oberfläche eines Organs gebunden, das sich dicht an das Epithel anlegt und seitlich und oberhalb der Tergitwülste liegt. Unmittelbar über ihnen liegen die Geschlechtsdrüsen (in regelmäßige parallele Schläuche angeordnete Urgeschlechtszellen) und an diese schmiegt sich unmittelbar nach außen das Mycetom. Dieses zieht hufeisenförmig (im Querschnitt) nach oben und schließt in sich eine zweite geschlossene Zellgruppe ein. Diese letztere ist aber völlig frei von Pigment, das sich nur auf die Oberfläche des ersten Organs beschränkt; hier ist es gebunden an eine epitheliale Hülle, die die großen Mycetocyten überzieht; an schmalen Stellen liegen diese nur in einer Reihe, meist aber finden sich zwei oder drei im Querschnitt. Die pigmentführen-

den Zellen strecken noch Fortsätze zwischen die Mycetocyten hinein, die an schmalen Stellen derart durchgehen können, daß eine einzelne pilzbewohnte Zelle völlig von Pigment umgeben ist. Die Kerne in den Pigmentzellen sind ziemlich selten. Das Pigment ist feinkörnelig und ziemlich gleichmäßig verteilt.

Die Mycetocyten enthalten große runde Kerne, um die ein Teil Protoplasma zunächst von Pilzen frei bleibt. Die Pilze selbst liegen in den durch sie erweiterten Maschen des übrigen Plasmas eingebettet. Es sind nach allen Richtungen ziehende, ziemlich plumpe Schläuche. Das ganze Flechtwerk ist sehr locker (Fig. 4 Taf. 11).

Die Einschlüsse der Mycetocyten des inneren Komplexes, der nirgends mit der Ringzone in engeren Kontakt kommt und dem, wie gesagt, das Pigment fehlt, sind zierlicher, dünner und färben sich schwächer. Sonst verflechten sie sich ebenso und sind auch durch Protoplasmawände isoliert (Fig. 6 Taf. 11).

Daß es sich hier um zwei verschiedene Formen handelt, bestätigt das weitere Schicksal des Organes.

Schnitte durch die Mycetome geschlechtsreifer Tiere bieten ein etwas anderes Bild (Fig. 3 Taf. 11). Vor allem hat die Masse der inneren Zellen bedeutend zugenommen und sich in mehrere selbständige Zellengruppen aufgelöst, die je von einer follikelartigen Hülle überzogen sind. Dadurch wird aber die Rindenschicht mehr auseinandergedrängt und dünner, so daß sie jetzt dichter den inneren Mycetocyten anliegt, als vordem. Die Pigmentverteilung ist aber auf erstere beschränkt geblieben. Nur beobachtet man, daß längs der Tracheenstämme die gelben Granula auch oft mehr nach innen vordringen.

Die Luftversorgung ist wieder eine weitgehende. An der Innenseite des Organs bleibt in der Regel eine Lücke in der Rindenschicht (Fig. 2 u. Fig. 3). Durch sie dringen große Tracheenstämme herein (Fig. 3), die sich vielfach zwischen den inneren Mycetocyten verästeln und diese umspinnen.

Auch der Inhalt der Zellen hat sich verändert und zwar im gleichen Sinn, wie wir dies schon bei den echten Cicaden getroffen haben. Die Mycetocyten der geschlechtsreifen Tiere haben sich zum Teil mit runden und ovalen Kugeln gefüllt, die in diesem Zustand infizieren werden. Die Pilze der Rindenschicht liegen nun viel dichter gedrängt, meist abgerundet, um die Kerne der Wirtszellen findet sich kein Protoplasmaring mehr, die Pilze liegen vielmehr ihm dicht an, zum Teil in den Nischen, die nun seine jetzt vielgestaltete Form zeigt. Mit Eisenhämatoxylin gefärbt, liegt in jedem

Organismus ein Kügelchen,[1]) das zu regelmäßig erscheint, um als Metachromatin mit Sicherheit sich ansprechen zu lassen. Es kann sich hier auch um den Kern handeln (Fig. 5 Taf. 11).

In den innenliegenden Mycetocyten finden sich in meinem Material mannigfachere Zustände. Hier ist ein Teil noch mit länglichen Schläuchen erfüllt, die plumper geworden sind, als bei jungen Larven. Ich habe vielfach beobachtet, daß sie gleichgerichtet auf die Zellkerne zulaufen (Fig. 7 Taf. 11). An anderen Stellen sind sie oval geworden oder rund, ihr Gefüge ist viel lockerer und es tritt die gleiche Erscheinung auf wie bei den Cicaden, daß gleichzeitig damit cystenartige Komplexe sich finden, die wohl von einem Pilz ihren Ausgang genommen haben, denn ich habe an ihnen gelegentlich deutliche Mitosen von der uns schon bekannten primitiven Form gefunden (Fig. 8, 9). Zu erwähnen ist noch, daß sich zu dieser Zeit Granulahäufchen von offenbar degenerativem Charakter zwischen den Pilzen finden, über die ich nichts aussagen kann. Stark färbbare Körner in den Pilzen fehlen.

In geschlechtsreifen Tieren treiben sich zwischen den Zellen des Mycetoms frei in der Lymphe einzelne Pilze herum, die zum Ausgangsmaterial für die Infektion des Eies werden.

Diese geschieht etwas anders, als bei den bisherigen Fällen. Wenn das Ei schon große unregelmäßige Dottermassen aufgespeichert hat, ist der Follikel rund um seine hintere Spitze stark verdickt, seine Höhe beträgt dort bis 4 und 5mal so viel, wie an den übrigen Stellen (Fig. 10). Diese Schwellung ist durch die eingelagerten Pilze bedingt, die die ganzen Epithelzellen beträchlich deformieren. Die Kerne werden gebuchtet und an die Follikelgrenze, vor allem an die innere, gedrängt; die Zellgrenzen gehen dabei fast völlig verloren und das Plasma wird natürlich sehr stark vacuolisiert. Wie bei den drei behandelten Cicaden ist auch hier die Kontinuität beider Pilzformen vorhanden. Neben den blasseren granulalosen der inneren Mycetocyten sind die dunkleren mit je einem Kern zu finden. Hier und da klebt außen in der Lymphe ein oder einige Pilze am Follikel (Fig. 10) als bester Beweis, zusammen damit, daß sich im Pilzorgan freie Individuen nachweisen ließen, daß auch hier eine synchrone Wanderung beider Organismen an die determinierte Stelle eines Eies von bestimmter Entwicklungsstufe vorhanden ist.

Am Ende des Eies bleibt eine Öffnung, die pilzfrei ist, im Gegensatz zu den übrigen Cicaden, wo der Pilzfollikel nicht wie ein

[1]) Fig. 5 ist nach einem Eisenhämatoxylinpräparat in den Farben des DELAFIELD gezeichnet.

Ring um das Hinterende des Eies gelegt ist, sondern wie eine Kappe ihm aufsitzt.

Auch besteht eine Differenz darin, daß die Dotterbildung vor der Infektion offenbar bei der *Aphrophora* schon weiter vorgeschritten ist. Ich habe keine Stadien gefunden, die die Einstülpung der Pilze ins Ei zeigten, wie in den bisherigen Fällen (lediglich, weil mein Material gering war). Wir können uns dies aber nach dem, was wir schon wissen, nicht schwer vorstellen, zumal der Endzustand der gleiche ist. Die Pilze werden nach innen austreten, das Ei vor ihnen zurückweichen und sie so in eine Bucht einnehmen, die sich dann schließt. Als völlig runde Kugel liegt dann die Pilzmenge in den reifen Eiern. Ich habe auf eine detaillierte Abbildung verzichtet — beide Sorten finden sich in ihr — und vorgezogen, an einem Totalpräparat das Größenverhältnis der Pilzmenge und des Eivolumens klar zu machen (Fig. 11 Taf. 11).

Aus der literarischen Einleitung ist zu ersehen, daß bereits von Sulc das Mycetom einer Schaumcicade beschrieben worden ist (*Ptyleus lineatus* L.). Der Vergleich lehrt uns, daß zwischen beiden Formen gewisse den Cicaden gegenüber gemeinsame Übereinstimmungen zu finden sind, daß aber andererseits so nahestehende Tiere wieder (ähnlich wie die Cicade aus Liberia und die aus Japan) beträchtliche Differenzen aufweisen.

Bei beiden Tieren ist ein Organ durch eine pigmentierte Rinde ausgezeichnet, und ein zweites kleineres von anderer Färbung vorhanden. Gemeinsam ist ferner, daß beide Organe verschiedene Pilze beherbergen. Denn wenn Sulc noch nicht sicher war, daß es sich nicht um lediglich verschiedene Stadien der Entwicklung handelt, so ist dies durch unsere Beobachtungen jetzt erwiesen.

Dagegen sind die Pilze beider Mycetome andere als bei *Aphrophora* und die gegenseitige Topographie ist ebenfalls verschieden. Šulc gibt leider keine vergleichenden Angaben über Larven und Imagines, so daß der Vergleich nicht genau durchgeführt werden kann. Jedenfalls liegt das kleinere Organ bei *Ptyelus*, das dem inneren von *Aphrophora* entspricht, bei den Larven unter dem karminroten Körper, nicht in ihm. Auch fehlen die ockergelben Granula zwischen den Pilzen bei *Aphrophora.*

Über die Infektion und die Wandlungen der Pilze im Laufe der Häutungen hat Šulc nichts berichtet.

Über die morphologischen Unterschiede der Pilze wird man sich im systematischen Kapitel orientieren können.

7. Die Symbionten der Blattiden (Taf. 12).

Ich komme in einem eigenen Kapitel zum Schluß noch auf die Symbionten der Blattiden zu sprechen, weniger weil ich hier viel neue Beobachtungen den Ergebnissen von Blochmann, Heymons und Mercier zuzufügen hätte, als deshalb, weil durch das Heranziehen eines ganz anderen Erscheinungskomplexes die Vorstellung des Lesers über Insektensymbionten erst die richtige Erweiterung erfährt und weil keine guten Figuren über die Beziehungen der Symbionten zum Ei vorliegen, die hier gänzlich andere und sehr interessante sind. Denn die alten Figuren Blochmann's in einer entlegenen Publikation dürften nur wenigen Zoologen bekannt sein, obwohl sie es bei der Originalität der Erscheinung verdienten.

Ich habe in Fig. 1 (Taf. 12) einen Schnitt durch ein oberes Ende einer *Periplaneta*-Eiröhre wiedergegeben. Man möge in der historischen Einleitung (S. 30) nachlesen, daß die Blattiden in gewissen Zellen des Fettkörpers unzweifelhafte Bakterien beherbergen. Solche Mycetocyten — der Ausdruck „bacterioide Zellen" geht heute nicht mehr an — liegen auch der Eiröhre unmittelbar an. Sie enthalten außer einem Kern eine ungeheure Menge des *Bacillus cuenoti*. Dazwischen liegen auch einzelne kleinere Fettzellen. An den kleineren Ovocyten ist nichts Besonderes zu bemerken, aber bei den beiden größten kann man sehen, daß ihrer Oberfläche eine Anzahl der Stäbe anliegen, die aus den Bacteriocyten ausgetreten sein und die Follikelhülle durchwandert haben müssen.

Wenn das Ei wächst, werden die Bakterien an der Oberfläche viel zahlreicher (Fig. 2). Sie bilden eine geschlossene Hülle um das ganze Ei, das wie in einem Korb von Pilzen steckt. Dabei ist bald zu beobachten, daß an den beiden Polen die Ansammlung etwas stärker erscheint. Während man an den Seiten vor allem Querschnitte durch die Stäbchen findet, liegen am oberen und unteren Ende viele Pilze senkrecht zur Eioberfläche, eine Erscheinung, die in der Folge noch viel deutlicher wird.

Fig. 3 gibt das obere Ende eines älteren Eies wieder. Man sieht, wie nach der Seite zu die Zone flacher wird und die Mehrzahl der Bakterien liegt. Fig. 4 zeigt nochmals ein solches typisches Stück aus der seitlichen Begrenzung eines schon ziemlich alten Eies; ein Flächenbild stellt Fig. 5 dar. Es ist von innen nach außen gesehen, so daß unter den Bakterien die Umrisse der Follikelkerne erscheinen.

Eine Frage bleibt dabei augenblicklich unklar, da ich nur ein

sehr kleines Material an Eiröhren zur Hand habe. BLOCHMANN hat seinerzeit für *Blatta germanica* angegeben, daß die Bakterien sich nie im Follikel selbst finden (während er dies bei Ameisen beobachtete). Nun liegen die ersten auftretenden Bakterien sicherlich extrafolliculär (Fig. 1 u. 2). Aber ebenso deutlich finde ich sie auf späteren Stadien bei der *Periplaneta* intracellulär. Schrumpfungsbilder machen dies oft sehr deutlich. Wenn das Ei sich weit abhebt vom Follikel, bleiben nie an seiner Oberfläche Symbionten haften, liegen auch nie im Zwischenraum, sondern werden durch eine scharfe Kontur abgegrenzt, die dem Follikel entspricht. Es bleibt mir nur übrig, anzunehmen, daß die Bakterien von einem gewissen Entwicklungsstadium der Eizelle an ein Stück rückwärts wandern und aufs neue intracellulär leben. Sie erfüllen dabei nie die ganze Zelle, sondern nur eine innere Randzone; die Zone, in der die Kerne liegen, bleibt stets frei.

Bis jetzt haben wir noch nichts von einer eigentlichen Infektion des Eies selbst gehört. Diese geschieht nach BLOCHMANN's Entdeckung erst sehr spät. Sicher ist nur, daß erst in eben abgelegten Eiern in der Oberfläche des Eies sich die Bakterien wiederfinden (Fig. 6). Sie müssen also abermals die Follikelzellen verlassen und allseitig in das Ei eindringen. Details hierzu kennen wir nicht. Die merkwürdigen weiteren Schicksale der Symbionten lese man im historischen Teil nach.

Durch die Kenntnis dieser Blattidensymbionten wird unsere Kenntnis von den Symbioseerscheinungen der Insekten bedeutend erweitert; denn alle übrigen, im vorstehenden geschilderten Tatsachenkomplexe haben etwas Einheitliches ihnen gegenüber, ganz abgesehen davon, daß es sich hier allein um echte Bakterien handelt.

Analoges, wenigstens zum Teil Analoges, scheint sich bei Ameisen zu finden. Ich gedenke diesen eine folgende Studie zu widmen und hier auch noch manches klärende Detail zu den Blattiden bringen zu können.

C. Vergleichende Betrachtung unserer gesamten Erfahrungen über intracellulare Symbionten bei Insekten.

1. Der Aufenthaltsort der Symbionten.

Wenn wir in die Summe von Tatsachen, die sich nun im vorstehenden finden, und die für die Jugend der ganzen Frage schon eine ganz beträchtliche ist, eine gewisse Ordnung zu bringen ver-

suchen wollen, so bietet sich uns vor allem die Seriierung der Erscheinungen vom Einfachen zum Komplizierten. Ich habe diese Art der Darstellung bereits in meinem Vortrage, der als vorläufige Mitteilung erschien, gewählt.

Sie ist vor allem geeignet, die Aufenthaltsorte der Symbionten zu vergleichen, denn hier handelt es sich um ein verschieden weites Entgegenkommen des Wirtstieres den Hefen bzw. Bakterien gegenüber und je größer dieses Entgegenkommen ist, desto komplizierter muß sich das Resultat gestalten.

An die Spitze unserer Betrachtung haben wir unbedingt diejenigen Cocciden zu stellen, deren Symbionten wahllos in einem Teil der Fettzellen leben und diesen ihre alte Funktion lassen, vorausgesetzt, daß ihre Zahl nicht allzu groß wird. Diese Pilze kommen in nur einer Erscheinungsform in alten und jungen Tieren vor. Unzweifelhaft kann ein einzelner derartiger Fall zunächst nur als eine gelegentliche parasitäre Infektion betrachtet werden, wie sie sich nicht selten bei geschwächten oder verletzten Tieren wird finden lassen. Erst die Tatsache, daß kein Individuum an den verschiedensten Lokalitäten, ja Erdteilen (für Cocciden liegen Angaben aus Europa, Amerika, Asien vor) dieser Inwohner entbehrt und daß an spezifische Arten spezifische Symbionten gebunden sind, die streng gesetzmäßig übertragen werden, erhebt die Erscheinung zu einer physiologischen; morphologische Gegenleistungen des Wirts fehlen also völlig.

Solche Zustände treffen wir aber nur bei einem Teil der Cocciden, nämlich bei Lecaniinen und Diaspidinen. Die Pilze beschränken sich dann nicht auf die Fettzellen selbst, sondern gelangen bei ihren Wanderungen auch in die Lymphe und werden mit dieser im ganzen Organismus herumgetragen. Wir können solche Fettzellen, die zunächst nicht zur Pilzwohnung bestimmt sind und jederzeit im erwachsenen Tier erst attackiert werden können, als „fakultative Mycetocyten“ bezeichnen, denn wir müssen sie trennen von Zellen, die auf sehr frühen Entwicklungsstadien für den ausschließlichen Dienst der Symbionten bestimmt werden. Dann handelt es sich um echte oder „obligatorische“ Mycetocyten. Dies ist ein zweifellos in der historischen Entwicklung der Komplikation von dem ersten Fall abzuleitender Zustand. Er gestattet uns eine abermalige Trennung in eine primitivere und höher stehende Erscheinungsform. Es gibt diffuse obligatorische Mycetocyten und zu geschlossenen Komplexen zusammengetretene, die wir dann mit ŠULC als Mycetome bezeichnen wollen. Das erstere scheint ein seltenes

Vorkommen zu sein. Nach Šulc'schen Angaben könnte man bereits innerhalb der Cocciden etwas Derartiges vermuten, doch sind seine Mitteilungen hier zu aphoristisch und er macht nicht den Unterschied zwischen fakultativen und obligatorischen Mycetocyten. Jedenfalls aber können wir bei Blattiden davon sprechen. Hier ist eine äußerst reinliche Trennung zwischen Fettzellen und Bacteriocyten eingetreten und letztere bilden keinen geschlossenen Komplex, sondern sind überall im Fettgewebe verteilt und voneinander isoliert (nur wenige hängen oft zusammen. Das variiert bei den einzelnen Arten).

Mycetome einfachster Form bieten die Aphiden und Aleurodiden. Sie sind dadurch charakterisiert, daß obligatorische Mycetocyten zu geschlossenen Geweben zusammentreten, die von einer Hülle umzogen sind, der abgeflachte Kerne eingelagert sein können. Bei Aphiden sind sie paarig mit einer queren verbindenden Brücke, bei Aleurodiden paarig ohne Verbindung. Bei Cocciden finden sich ähnliche einfache Organe (*Icerya purchasi*, *Dactylopius* usw.), die hier anzufügen sind und unpaar bleiben.

Durchweg handelt es sich bisher um Tiere mit einem Symbionten. Wir wollen sie als monosymbiontische Tiere bezeichnen. Denn es gibt wohl ebenso viele disymbiontische Insekten. Wir haben dann die Möglichkeit, daß ein Symbiont in fakultativen Mycetocyten lebt, ein anderer in einem Mycetom. In den bisher bekannten derartigen Fällen ist das Mycetom von spezifischem Bau. Es besteht jederseits aus einem Häufchen runder Kugeln, die je mit einem Epithel überzogen sind, das nun geschlossen und relativ hoch ist, so daß es in innigem Konnex mit dem übrigen Organ steht (im Gegensatz zu den einfachsten Mycetomen der Aphiden usw.). Im Innern führen sie ein Mycetosyncytium mit einer enormen Kernzahl. Die Pilze fehlen dann stets dem Epithel. Im Syncytium liegen sie in Maschen des Wirtsplasmas (*Cicada orni* u. a.).

Es können aber beide Pilzsorten sich auf obligatorische Mycetocyten festlegen, untereinander aber eine gewisse, wechselnd große Selbständigkeit bewahren, so daß wir also von zwei Mycetomen sprechen können. Hier sind die Schaumcicaden die besten Repräsentanten. *Ptyelus lineatus* L. besitzt jederseits ein großes und ein kleines Mycetom. Das große liegt mehr dorsal, das andere unmittelbar darunter, aber ohne jede sichtbare Beziehung zu ihm. Das obere ist insofern komplizierter gebaut, als es eine dickzellige Hülle besitzt, die mit orangeroten Granula erfüllt ist; das kleine hat keine solche; zwischen seinen Pilzen sind dafür hellgelbe Granula zerstreut. Ersteres enthält Mycetocyten, letzteres ist ein Mycetosyncytium. Für

die Schaumcicade der Weide hat sich ein ähnliches Verhältnis herausgestellt; hier ist aber die Beziehung der beiden Mycetome von vornherein eine engere und wächst noch interessanterweise im Laufe der Embryonalentwicklung. Das Mycetom mit der pigmentierten Zellhülle umgreift nahezu völlig das zweite, auch hier — in Embryonen — kleinere Mycetom ohne solche Hülle. Später wächst letzteres wird dadurch zu einer Unzahl kleiner Syncytien, das äußere Mycetom wird hüllschichtartig abgeflacht. Das Ganze bekommt den Charakter eines Organs.

Es gibt aber auch disymbiontische Tiere mit beiden Symbionten in einem Organ, das von Anfang an geschlossen auftritt und nicht den lockeren Charakter der Cicadellidenmycetome trägt. Ich fand ein solches bei einer afrikanischen Cicade. Es stellt eine Weiterbildung des Mycetomtyps der ebenfalls disymbionten *Cicada orni* dar. Auf ein inneres kugeliges Mycetosyncytium folgt ein zweites mit einem anderen Bewohner in Form einer darumgelegten Rinde und dann erst schließt das Epithel wie bei allen echten Cicaden das Organ ab. Die Kerne des inneren Syncytiums sind in gesetzmäßig orientierten Reihen angeordnet, die Umwandlungen der beiden Pilze für die Infektion zeigen einen hohen Grad von zweckmäßiger Parallelität. Wir dürfen dieses Organ als das komplizierteste bezeichnen, das bis jetzt bekannt ist.

Weitere Doppelmycetome finden sich bei den disymbionten Psylliden. Sie sind etwas einfacher gebaut. Ein inneres Syncytium mit Pilzen der einen Art, eine umgebende Zellschicht mit meist ziemlich ausgesprochen epithelialen Charakter aus Mycetocyten der anderen. Gelbe Pigmentkörnchen liegen in beiden Zonen und in der Hülle, die das Organ zu umgeben pflegt.

Als dritte Gruppe müssen wir merkwürdige Fälle von Symbiose mit drei verschiedenen Pilzen aufführen — trisymbiontische Insekten. Diese bedürfen noch einer eingehenderen Untersuchung, besonders bezüglich der Art ihrer Infektion. Bei einer Psyllide der Weide fand ich zwei Formen, die, wie sonst bei Psylliden, an das Mycetom gebunden sind, außerdem aber im Fettgewebe und der Lymphe einen Pilz von der Gruppe, die in falkultativen Mycetocyten der Cocciden überall vorkommen. Und Šulc gibt an, daß im Mycetom von *Aphalara calthae* (an der Hand von Zerzupfungspräparaten) eine große und eine kleine Form leben, die die Charaktere tragen, die sich allgemein bei Psylliden finden [1]), und außerdem wieder eine

[1]) Solange nicht an Schnitten ein getrennter Wohnort bewiesen wird, ist natürlich die Möglichkeit nur verschiedener Entwicklungsstadien vorhanden. Bei

ganz andere Form, die Ähnlichkeit mit Schizosaccharomyceten besitzt. Zu erwähnen bleibt noch, daß ich gelegentlich noch in meinem Fall den dritten Pilz in Mycetocyten des Mycetoms fand, die er dann ausschließlich bewohnte.

Damit sind die uns heute bekannten Möglichkeiten skizziert und etwas geordnet. Zum Teil muß, wie überall, die Aufteilung in Fächer den Tatsachen Gewalt antun Wir können zum Schluß hier noch folgende Disposition anfügen.

A. Monosymbiontische Tiere (Insekten).
 1. Fakultative Mycetocyten (viele Cocciden).
 2. Obligatorische Mycetocyten.
  a) Diffus (Blattiden).
  b) In Mycetome konzentriert (Aphiden, Aleurodiden, Cocciden).

B. Disymbiontische Tiere (Insekten).
 1. 1 Symbiont in obligatorischen Mycetocyten; 1 Symbiont in Mycetom (*Cicada orni*).
 2. Beide Symbionten in Mycetomen; die voneinander unabhängig sind (*Ptyelus lineatus*).
 3. Beide Symbionten in Mycetomen, die in engere Beziehung treten (*Aphrophora*).
 4. Beide Symbionten in einem einheitlichen Mycetom.
  a) Auf Grund des einfachen Mycetoms der Aphiden (Psylliden).
  b) Auf Grund des komplizierteren Mycetoms der *Cicada orni* (Cicade aus Liberia).

C. Trisymbiontische Tiere (Insekten).
 1. 2 Symbionten in einem Mycetom; 1 Symbiont in fakultativen Mycetocyten (?) (Psyllide sp.)
 2. 3 Symbionten in einem Mycetom (?) (*Aphalera calthae*, Psyllide).

Wir haben noch ein paar Punkte zu erörtern, die unter dieses Kapitel fallen. Was die Versorgung mit Sauerstoff betrifft, so ist diese in vielen Fällen eine sehr rege. Bei Aphiden und Aleurodiden bestehen keine besonderen Tracheeneinrichtungen für die Mycetome. Bei Psylliden dringen Tracheen zwischen die Zellen der Mycetome ein. Bei Schaumcicaden bleibt eine Stelle des Mycetoms an der

der großen Ähnlichkeit beider Pilze bei einer von mir untersuchten Form ist dies aber nicht wahrscheinlich.

Innenseite offen, durch die starke Tracheenstämme eindringen, um sich innen, zwischen den Mycetocyten feiner zu verzweigen und alles zu umspinnen; man wird oft an die Versorgung der Leuchtorgane mit Tracheen erinnert. Ähnliches gilt für Cicaden. Dort werden die Mycetomkügelchen durch die Äste eines Stammes zusammengehalten und allseitig umsponnen. Ein großer Abdominalast ist jederseits ausschließlich in ihren Dienst getreten. Die feineren Äste dringen hier auch in das Epithel der Organe ein und in das innere Syncytium. Dies wird am kompliziertesten und vollkommen erreicht bei der untersuchten afrikanischen Cicade. Große und kleine Äste liegen in der peripheren Pilzschicht, von der feine Capillaren in das innere Mycetosyncytium eindringen und hier die zentripetalen Zellenzüge überall begleiten. Wir haben es also mit sauerstoffbedürftigen Organismen zu tun, was auch aus Kulturversuchen heraus bestätigt wurde.

Eine weitere Erscheinung, die uns an den verschiedensten Stellen entgegentritt, ist die Ablagerung von pigmentartigen gelben, roten, orangefarbenen Granula, sowie von Ringen und Stäben. Bei Aphiden gibt es nichts Derartiges, bei *Dactylopius* ist das Mycetom orangerot gefärbt, bei *Aleurodes aceris* gelb bis rot, bei Schaumcicaden ebenfalls bei einigen Formen rot, bei einigen gelb. Zum Teil sind die Granula nur zwischen die Pilze selbst, im Protoplasma der Wirtszellen, eingelagert (*Aleurodes*, kleines Mycetom von *Ptyelus*), zum Teil sind die Mycetocyten frei und nur das umhüllende Epithel davon erfüllt (großes Mycetom von *Ptyelus*, äußeres von *Aphrophora*). Auch beides kann gleichzeitig der Fall sein (Psylliden). *Ptyelus* ist deshalb hier besonders interessant, weil die beiden Mycetome, die vorhanden sind, nicht nur an verschiedenen Lokalen die Granula bilden, sondern chemisch differente Substanzen.

Die Ringe und Stäbe habe ich in sehr großen Massen im Mycetomepithel der echten Cicaden gefunden, besonders um den Kern gehäuft. Es fehlen für alle diese Substanzen bis jetzt noch genauere Untersuchungen über ihre Zusammensetzung. Es erscheint sicher, daß sie in irgendeiner Beziehung zu den Pilzen auftreten (vielleicht ist der ganze Cochenillefarbstoff auf ihre Rechnung zu setzen (PIERANTONI)). Es ist möglich, daß sie Begleiterscheinungen oder Endprodukte ihres Stoffwechsels darstellen, jedenfalls ist von ihrem mikrochemischen Studium einiger Einblick in die Physiologie der Mycetome zu erhoffen.

Eine allgemeine Erfahrung aus diesen Studien ist weiter, daß die Pilze sich nie im Organismus mengen, außer im Moment der In-

fektion. In den Mycetomen ist stets eine reinlichste Scheidung durchgeführt.

Eine weitere Frage, die hier zu stellen ist, ist die, ob die in den Dienst der Symbionten tretenden Wirtsgewebe spezifische Veränderungen oder auch Schädigungen aufweisen. Ersteres ist natürlich in weitgehendem Maße der Fall. Eine allgemeine Folge der Invasion der Zelle ist die Veränderung des Protoplasmas, das parallel der Größe der entsprechenden Symbionten weitmaschig wird. Durch die enorme Menge der sich gegenseitig drückenden Inwohner kann das Plasma scheinbar ganz verdrängt werden.

In den Bacteriocyten der Blattiden oder den Mycetocyten der Aphiden ist es manchmal nur mit Mühe festzustellen. Die Kerne bleiben teils rund, teils werden sie, besonders wenn es sich um etwas größere bohnenförmige oder runde Pilze handelt, eingebuchtet und so äußerst vielgestaltig, gelegentlich fast verzweigt. Fast stets ist eine starke Chromaticität festzustellen. Spezifische Mycetocyten haben Kerne mit spezifischer Struktur. Nie ist eine Invasion der Pilze in diese zu beobachten. Die gegenseitige Abhängigkeit von Pilzform (bzw. Quantität) und Kernform ist oft deutlich zu erkennen. Die Kerne des Mycetoms der *Cicada orni* sind rund, solange die Pilze lange Schläuche bilden, die an den Kernen vorbeiziehen, sie werden eingebuchtet, vielgestaltig, sobald aus den Schläuchen große runde und ovale Körper werden. Oder: die Kerne des äußeren Mycetoms der Schaumcicade sind rund in jungen Larven, die lockere schlauchförmige Pilze führen, vielgestaltet in geschlechtsreifen Tieren, deren Mycetocyten prall gefüllt sind mit runden Organismen.

Trotz einer solchen Deformation des Plasmas bleibt die Teilungsfähigkeit des Kernes erhalten. Ich habe im vorstehenden eine Anzahl Teilungsphasen beschrieben von Aleurodes- und Psyllidenmycetocyten, die ganz normal sind, Šulc hat schon eine abgebildet von *Coccura comari*; Pierantoni erwähnte Mitosen bei *Dactylopius*. Im Laufe der Embryonalentwicklung müssen sie ja sehr zahlreich sein. Also auch in dieser Hinsicht wird die Vitalität der Wirtszelle nicht geschwächt. Heymons berichtet von Amitosen im primären Mycetom der Blattiden.

Zweifellose Kerndegenerationen finden sich immerhin auch. Bei *Aleurodes* habe ich ganze Zellen sich auflösen sehen, bei der afrikanischen Cicade haben wir bei den Vorbereitungen zur Infektion viele Zellen und Kerne zugrunde gehen sehen. (Die Mycetomkerne im Darmlumen der Blattiden (s. S. 31) würden ohnedies zugrunde gehen.)

Es steht dies aber völlig im Hintergrund gegenüber der Summe gesunder Mycetocytenkerne, die jedes dieser Insekten besitzt.

Eine fast allgemeine, aber keineswegs letale Veränderung der Mycetocyten ist ihr bedeutendes Größenwachstum. Die meisten sind riesig, verglichen mit den übrigen Zellen des Tieres. Zum Teil ist dies wohl nur eine passive Aufblähung durch die Einlagerungen, aber doch sicher nur zum Teil, denn es ist ebensowohl fast stets das Vorhandensein besonders großer Kerne zu konstatieren. Es muß also wohl auch ein tiefer wirkendes Stimulans im Gefolge der Pilze auf die embryonale Zelle einwirken.[1]) Dies gilt nur für die obligatorischen Mycetocyten; fakultative werden durch die Invasion nicht mehr zum Wachstum angeregt, ihre Kerne behalten die alte Größe, auch wenn die Infektion eine sehr starke ist. Die Kerne, die bei Beginn der Entwicklung bei den Blattiden zwischen die Bakterien wandern, vergrößern sich, obwohl keine Zellgrenzen vorhanden sind! Eine zweite Folge besteht dagegen in einer Ausfallserscheinung. Ein Teil der Mycetocyten vermag auf Kernteilung Zellteilung folgen zu lassen, einem anderen geht dies ab. So entstehen Syncytien. Es gibt solche mit wenig Kernen bei *Aphrophora*, mit zahlreicheren bei *Ptyelus*, bei Psylliden, mit sehr vielen bei *Cicada orni* und mit einer enormen Anzahl bei der oft herangezogenen afrikanischen Cicade. Hier dürfen wir die Zahl auf Zehntausende schätzen (vgl. Schnitt Fig. 1 Taf. 9). Es ist dies eine ganz merkwürdige Begleiterscheinung der intracellularen Symbiose.

Es besteht ein gewisser Zusammenhang zwischen systematischer Stellung des Symbionten und der Art ihrer Wohnung. Die in fakultativen Mycetocyten und in der Lymphe lebenden bilden eine Einheit, wie wir später sehen werden, ebenso die in komplizierteren Mycetomen.

2. Die Infektionsmodi der Symbionten.

Die Art der Infektion, über die meine eigenen Untersuchungen vor allem genauere Aufschlüsse ergeben haben, ist im allgemeinen eine ziemlich einheitliche. Von vornherein stehen abseits die Verhältnisse bei Blattiden. Hier umgibt, wie wir sahen, das Ei während seines gesamten Wachstums eine sekundär dort hingewanderte Bakterienschicht, die erst unmittelbar vor der Ablage des Eies diffus in dessen Oberfläche eindringen. Wir treffen also eine Wanderung

[1]) Eine sehr seltene Ausnahme bilden die recht kleinen Mycetocyten von *Aleurodes*, die dafür auch nur sehr wenige Pilze beherbergen.

der Symbionten aus ihren Zellen, eine Bewegung auf Eier zu, die ein bestimmtes Alter erreicht haben, wobei das Follikelepithel ohne Schwierigkeit durchbohrt wird.

Das sind Erscheinungen, die nicht nur bei der diffusen Infektion zu beobachten sind, sondern auch bei der polaren Infektion, bei der also eine bestimmte Stelle des Eies prädeterminiert ist als Eintrittspforte. Diese zerfällt ganz von selbst in zwei Unterabteilungen, Infektion am vorderen Eipol und Infektion am hinteren Eipol. Die erstere ist die bei weitem seltenere. Sie ist bis jetzt nur bei Cocciden beschrieben worden und auch hier kommt der zweite Typ unter Umständen vor.

Den primitivsten Fall habe ich im vorstehenden mitgeteilt und abgebildet von einer Rosencoccide. Die Pilze wandern im gleichen Zustand, in dem sie im Fettgewebe und in der Lymphe ohnedies überall zu treffen sind, in ganz geringer Zahl, etwa 15 Individuen stark, in den Follikel zwischen Ei und Nährzellapparat. Dort warten sie außerhalb des Eies — ganz wie bei Blattiden — lange Zeit. Denn das Ei war noch sehr jung zur Zeit der Invasion; erst wenn der Höhepunkt der Dotterspeicherung erreicht ist, treten sie ins Eiplasma, das anfangs, eine Grube bildend, vor ihnen zurückweicht, dann aber über ihnen sich schließt.

Etwas genauer beschrieben ist außerdem von Infektion an dieser Stelle nur noch ein Fall (von Pierantoni). Bei *Dactylopius citri* verläuft nämlich der Vorgang ganz ähnlich, nur daß an Stelle von Einzelindividuen cystenartige Bläschen von vielen Pilzen einwandern, die aus einem Mycetom stammen. Die Zahl der Einwanderer wird dadurch bedeutend erhöht. So gering wie bei unserer Coccide ist sie sonst nirgends wieder (unter den bekannten Infektionen).

Damit ist mitgeteilt, was wir über die Einwanderung am Micropylenpol wissen. Bei Aphiden, Cicaden usw. geht sie am entgegengesetzten vor sich, verläuft jedoch unter gewissen Variationen. Bei Aphiden habe ich beschrieben, wie das Ei in einem ganz bestimmten Altersstadium an einer ganz bestimmten ringförmigen Zone attackiert wird und wie diese Stelle mit dem weiteren Wachstum verschoben wird. Hier findet also auch eine zielstrebende Wanderung durch den Follikel statt, aber die Organismen stauen sich dann nicht dort, sondern treten einzeln in ununterbrochenem Zug in den Eidotter ein. Sie durchbohren dabei eine schon stark entwickelte Eihülle; das Eiplasma zieht sich nicht vor ihnen zurück.

Etwas modifiziert fand ich den Modus bei anderen Aphiden, bei

denen ganze Komplexe, von einer Membran umhüllt, infizieren (also eine Parallele zu *Dactylopius*).

Im übrigen aber habe ich stets eine Stauung im Follikelepithel gefunden. Am Aphidenähnlichsten verläuft der Vorgang scheinbar noch bei *Icerya* (Pierantoni). Dort besteht auch eine zirkuläre Infektionsstraße durch ein Follikel; die Pilze treten aber nicht einzeln ein, sondern erst, nachdem sie sich außerhalb des Eies angehäuft haben. Dann weicht das Ei etwas vor ihnen zurück und nimmt sie auf.

Bei disymbiontischen Tieren, deren Infektion ich zum erstenmal klarstellte, infizieren beide Formen vollkommen gemischt auf gleiche Weise, aber nicht quantitativ gleich.

Ich habe drei Cicaden untersucht, die mir gestatten, das Prinzipielle von dem Akzessorischen zu sondern. Die Infektion geht ziemlich spät vor sich, wenn das Ei schon reichlich Dotter gespeichert hat. Schon einige Zeit vorher aber erfüllen die Pilze die Follikelzellen, dort wo sie einen zapfenartig verschmälerten hinteren Fortsatz des Eies umhüllen. Deren Plasma wird dadurch mehr oder weniger vacuolisiert und deformiert. Auch ihre Kerne können dabei zu vielgestaltigeren Formen angeregt werden. Stets sind es beachtenswerterweise nur ganz bestimmte Zellen, die so zu Mycetocyten werden. Wir können sie deshalb obligatorische transitorische Mycetocyten nennen, transitorisch, denn in Bälde werden sie von den Pilzen verlassen, ihre innere Oberfläche reißt dabei, und diese treten in ein Lumen, das dadurch entstand, daß der Zapfen des Eises sich inzwischen zurückzog. Die Oberfläche desselben weicht aber noch weiter zurück, so daß eine Höhlung im Ei entsteht. In diese drängen die Pilze nach. Es scheint aber keineswegs so, daß dieses Zurückweichen mechanisch durch die Quantität der Symbionten bedingt ist, sondern es muß durch einen chemischen Reiz, der von den Pilzen ausgeht, bewirkt werden, denn man kann große Höhlungen finden, in die erst ganz wenig Pilze eingetreten sind. Unter regen Teilungserscheinungen fließt immer mehr von denselben über, wobei der Bruchsack entsprechend vergrößert wird.

Am Ende schließt sich das Eiplasma an der Eintrittsstelle und die Symbionten sind isoliert. Fast stets sind sie von einer scharfen Membran umhüllt (nur bei Cocciden scheint eine solche gelegentlich fehlen zu können. Die Form des Körpers ist variabel. Er kann der Eioberfläche dicht angelegen bleiben, oder etwas mehr in den Dotter sinken, kann kreisrund oder eiförmig sein. Ebenso schwankt die Zahl. Bei einer Coccide fanden wir etwa 15 Individuen, die

einzudringen pflegen; auf einem Schnitt durch den Körper der afrikanischen Cicade zählte ich 800 Individuen. Dazwischen sind alle Übergänge vorhanden.

Bei den Schaumcicaden ist die Infektion etwas modifiziert. Hier sammeln sich die Pilze in einem ringförmigen Teil des Follikels an. Das Ei entbehrt eines Zapfens. Die Zellen werden dadurch stark aufgetrieben, so daß dieser Teil des Follikels sich äußerst scharf absetzt von dem übrigen. Die Kerne werden ganz wie bei stationären Mycetocyten deformiert.

Wir haben eine Anzahl Eigenschaften dabei zu verzeichnen gehabt, die uns einen Einblick in die hohe Spezifität einzelner Gewebszellen, beziehungsweise deren Chemismus gestatten. Wir haben gefunden, daß zu einer ganz bestimmten Zeit in der Lebensgeschichte des Wirtstieres seine Symbionten die infektionsbereite Form annehmen und daß, wenn es sich um mehrere solche handelt, diese synchron sich entwickeln. Sie verlassen das Mycetom und dringen an einer ganz bestimmten Stelle in den Follikel und dann in das Ei. Diese Stelle muß also irgendwie taktisch auf ihre Bewegung wirken. Unmittelbar daneben liegende Follikelzellen enthalten nie Pilze! Diese Taxis ist aber nur in einem ganz bestimmten Entwicklungsstadium des betreffenden Eies vorhanden, das bei verschiedenen Tieren verschieden ist. Vor und nachher ist diese Eigenschaft nicht wirksam. So ist auch die Zahl der Eindringlinge eine in hohem Grade fixierte.

Die Perzeptionsfähigkeit des Eies ist entweder synchron der des Follikels (Aphiden), oder wird erst später erreicht. Auch hier müssen wir eine uns unbekannte Wechselbeziehung im Chemismus von Ei und Pilzflora postulieren. Beobachtungen der Protistologie geben eine Parallele zu dem Verhalten des Eiplasmas hierbei. Neresheimer hat die Infektion der Blutkörperchen vom Frosch durch *Lankesterella* beobachtet und fand, daß schon vor einer unmittelbaren Berührung mit den Parasiten das Blutkörperchen ihm Pseudopodien entgegenstreckt und schließlich eine Bucht vorbereitet, in die das nun erst ganz herangekommene Tier hineinschlüpft, und die sich dann hinter ihm schließt. Ganz ähnlich buchtet sich das Ei für die Pilze ein. Hier wie dort müssen wir wohl Stoffe annehmen, die der Angreifende aus einer gewissen Entfernung schon wirken lassen kann, und die die Oberflächenspannung des Objekts vorübergehend in einer für ihn zweckmäßigen Weise alterieren. Auch die der Einsenkung vorangehende Pseudopodienbildung konnte ich bei Eiern beobachten.

Aufmerksam gemacht sei ferner noch auf die Fähigkeit des Eies, die Vermehrungstätigkeit der eingedrungenen Pilze so zu regulieren, daß sie keinerlei Störung für dasselbe bedeuten.

PIERANTONI glaubt, daß bei der Infektion am hinteren Ende (*Icerya*) die Micropyle der Weg für die Pilze sei; er übersieht dabei, daß stets der von der Geschlechtsöffnung abgewandte Pol des Eies die Micropyle bildet. Seine Spekulationen, die er an die eventuellen Folgen eines Micropylenverschlusses durch die Pilze knüpft, sind daher hinfällig.

Der Infektion des Eies steht bei viviparen Formen die Infektion des Embryos gegenüber. Wir kennen bis jetzt zu wenig Details, um sie ausführlicher behandeln zu können. Prinzipiell unterscheidet sie sich, indem sie in der Infektion eines vorher pilzfreien Embryos besteht; genähert wird sie der Ovarialinfektion dadurch, daß auch hier der Follikel den vorübergehenden Aufenthaltsort der Pilze darstellt.[1])

3. Die Symbionten während der Entwicklung.

(Textfig. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 13, 14; Taf. 12 Fig. 7, 8, 9.)

Ohne Zweifel ist die Frage, wie nun das sich entwickelnde Ei mit dem unorganisierten Ballen von Pilzen verfährt, bis diese im fertigen Mycetom liegen, mit eine der interessantesten bei unserem Thema. Die Kenntnisse dazu sind aber noch recht lückenhaft, so daß eine detailliertere Vergleichung heute unmöglich ist. Wir wissen nicht, wie bei einer Coccide, deren Pilze diffus im Tier leben, sich diese verhalten, weder wann sie aus ihrem abgegrenzten Bezirk ausschwärmen noch wie sich die Fettzell a n l a g e topographisch zu diesem verhält. Wir wissen nicht, wie die merkwürdigen Vorgänge sich gestalten, die aus einem Ballen, der ein Gemisch zweier Pilze enthält, die Komponenten sondern, die einen ins Fettgewebe frei lassen, die anderen konzentriert behalten und zu einem Mycetom gestalten, das nie auch nur ein einziges Individuum der anderen Sorte enthält. Wir kennen endlich nicht die entwicklungsgeschichtlichen Erscheinungen, die den Bau der höchstkomplizierten Mycetome bedingen.

Hier hat noch manche Untersuchung einzusetzen. Wir wissen, daß mit der Blastodermbildung eine Verlagerung in der Tiefe des Dotters statt hat, eventuell, wie bei Aphiden bis in seine Mitte.

---

[1]) Während des Druckes kann ich hier anhangsweise mitteilen, daß sich bei *Aleurodes* insofern ein ganz anderer Modus findet, als völlig intakte Mycetocyten einwandern.

Bald darauf treten offenbar stets indifferente Zellen (Dotterzellen) an die Pilze heran (also wiederum eine Taxis), umhüllen diese allseitig und dringen in diese selbst ein, um sie entweder in einzelne Zellen aufzuteilen oder ein Syncytium zu bilden. Vom Keimstreif pflegte dieses embryonale Mycetom unabhängig zu bleiben. Mit der Ausbildung des Darmes pflegt — soweit wir wissen — eine Zerteilung in ein rechtes und linkes Mycetom vor sich zu gehen, falls nicht die Imago ein unpaares beibehält.

Mehr können wir nicht sagen. Details möge man im historischen Kapitel nachsehen, besonders was Cicaden betrifft, die HEYMONS daraufhin flüchtig untersuchte. Ihm danken wir auch eingehendere Angaben über das Verhalten der Bakterien der Blattiden, die auch hierin eine Sonderstellung einnehmen. Diese konzentrieren sich erst während der Entwicklung in der Mitte des Dotters, wenn der Keimstreif diesen zu umwachsen anfängt. Auch hier legen sich Dotterzellen an. Die Masse — das primäre Mycetom können wir es nennen — gerät in das embryonale Darmlumen, verläßt aber nach einiger Zeit dieses und die zwischen ihnen liegenden, pathologisch reagierenden Kerne; die Bakterien durchwandern das Darmepithel und gelangen so endlich zu den Fettzellen, von denen sie einen Teil besetzen und für immer ihrer Funktion entziehen. Diese merkwürdigen zielbewußten Bewegungen sind völlig aktive! So müssen wir auch hier eine Anzahl unbekannter, äußerst genau funktionierender chemischer Beziehungen zwischen Pilz und Wirtsgewebe annehmen.

Genauer orientiert sind wir auch noch bezüglich des Verhaltens der Mycetome bei der Entwicklung der viviparen Aphiden. Um mich nicht zu sehr zu wiederholen, verweise ich hierzu auf das historische Kapitel. Hier liegen die Verhältnisse relativ einfach und zeigen wenige Vergleichspunkte zu den übrigen Tatsachen, entsprechend der beträchtlichen Modifikation der Infektion sowohl wie der Entwicklung. Über vivipare Cocciden besitzen wir unklare Angaben METSCHNIKOFF's, hinter denen interessante Vorgänge zu stehen scheinen, die ein erneutes Studium erheischen.

4. Die gegenseitigen Vorteile.

Einen Gedanken an Parasitismus wird die Lektüre des Vorstehenden kaum mehr aufkommen lassen. Wir brauchen ihn nicht zu widerlegen. Das gleiche gilt wohl von der Annahme eines zufälligen „sinnlosen“ Kommensualismus. Es war zu viel im vorangehenden von komplizierten Gesetzmäßigkeiten die Rede, denen ganze

Tiergruppen in ausschließlicher Weise unterworfen sind. Die Leistungen, die das Wirtstier infolge der Anwesenheit der Pilze übernommen hat, sind zu große und zu spezialisierte; sie sind generell geworden, und bilden ein unzertrennliches Stück ihrer systematischen Charakterisierung. Die festen Bahnen, in die die entwicklungsgeschichtlichen Begleiterscheinungen festgelegt sind, sprechen für eine phylogenetisch sehr frühe Einrichtung nicht minder wie die geographische Verbreitung und die starken Modifikationen, die der übrige Bau von Embryo und Imago dadurch erlitten hat.

So sicher in unseren Augen der Schluß aus alledem auf eine echte Symbiose ist, so unklar ist heute noch ihre Bedeutung, vor allem für das Wirtstier. Daß die Pilze Nahrung und Wohnung erhalten, liegt auf der Hand. Sie befinden sich ohne Zweifel etwa in ähnlichen Bedingungen, wie in einer Reinkultur auf einem ihnen zusagenden Nährboden (auch wenn wir gewisse Hemmungen von seiten des Wirts gegenüber einer allzugroßen Vermehrungstätigkeit annehmen). Welche Stoffe ihnen das Tier liefert, wissen wir dagegen nicht. Gewiß sind es in den einzelnen Fällen verschiedene.

Der Aufenthalt im Insektenkörper bringt ihnen Garantie gegen schädigende Einflüsse der Atmosphäre aller Art, denen gegenüber die neuen Feinde, die der Wirt besitzt, weniger ins Gewicht fallen dürften. Die Propagation des Tieres, die ja bei einer Anzahl eine enorme ist (Aphiden, Psylliden, Cocciden!) bedeutet eine ebensolche für sie. Wir sind in völliger Unkenntnis, was das Schicksal der Pilze ist, wenn der Wirt stirbt; aber es ist wohl möglich, daß das für sie keinen Tod bedeutet, sondern Dauerstadien anregt und frei lebende saprophytische Generationen zu Folge hat.

Über die Beteiligung der Pilze am Stoffwechsel des Tieres können wir mit der bis jetzt geübten morphologischen Methode nichts eruieren. Sie hat uns lediglich eine Basis gegeben, solche Untersuchungen in Angriff zu nehmen. Die Gärungswissenschaft hat uns eine solche Variabilität der chemischen Fähigkeiten der Hefen, hefenähnlicher Organismen und Bakterien aufgedeckt, daß es eine Hintansetzung aller ihrer Resultate bedeuten würde, hier bestimmt gerichtete Hypothesen aufzustellen, zumal wir sicher vor einer hochgradigen Spezifität stehen. Die meisten der Tiere, die Symbionten führen, sind an ganz bestimmte Pflanzen gebunden und verhungern lieber, als daß sie an einer anderen saugen. Sie nähren sich also von den verschiedensten zuckerführenden Pflanzensäften. Andere sind nahezu Allesfresser wie die Blattiden oder oder leben von Holzstoffen. Die Ameisen nähren sich, wenigstens zu einem

beträchtlichen Teil, von zuckerhaltigen Aphidenexkrementen oder tierischen Eiweißkörpern. Solange wir hierzu keine eingehenden Teiluntersuchungen haben, wird diese Frage nicht gelöst werden.

Šulc denkt an einen weiteren Abbau der Urate, wie ein solcher bei *Cyclostoma* durch Bakterien bewerkstelligt wird und erinnert dabei an das Fehlen der Malpighi'schen Gefäße bei Aphiden und ihren verkümmerten Zustand bei Cocciden. Die Cicaden, Aleurodes usw. haben aber wohlentwickelte Vasa Malpighii. Ferner denkt er an die Möglichkeit eines bakteriziden Organs, weil klinische Erfahrungen vorhanden sind, die eine starke Abnahme der Virulenz der Bakterien und ihren raschen Tod nach Hefeanwendung betonten (bei Colpitis und Cervicitis).

Auch Pierantoni stellt sich die Bedeutung der Symbionten in einer enzymatischen Wirkung vor und denkt an eine Zerlegung des aufgenommenen Zuckers. Solche Vorstellungen können leicht zu eng gefaßt sein. Bei den Blattideneiern, die während ihres ganzen Wachstums in einem Korb von Pilzen stecken, ist die Annahme einer Betätigung beim Stoffwechsel des dotterbildenden Eies recht nahe liegend. Bei den merkwürdigen sekundären Verlagerungen der Pilze der Aleurodesarten, die sie in beiden Geschlechtern in engste Beziehung zu den Geschlechtsorganen bringen, müssen wir wieder einen anderen unbekannten Sinn vermuten. Und man kann nicht glauben, daß die Hefezellen, die wir im Darmepithel der Käfer finden, funktionieren, wie ähnliche Pilze, die in Fettzellen liegen.

5. Die systematische Stellung der Symbionten.

Die Beurteilung der systematischen Stellung der Symbionten, über die wir nun eine Summe morphologischer Details kennen, ist trotz alledem noch eine äußerst schwierige, zum Teil unmögliche. Als Zoologen steht mir hierüber augenblicklich überhaupt keine entscheidende Stimme zu und es muß die Hoffnung bestehen bleiben, daß Botaniker, die auf diesem Gebiete Spezialisten sind, sich recht bald darüber äußern. Ihnen dürfte dieses Kapitel immerhin die Beurteilung der bis jetzt noch rein zoologischen Literatur wesentlich erleichtern; den Zoologen aber soll es rasch orientieren, inwieweit die einzelnen Symbionten schon systematisch charakterisiert sind. Es ist vorauszusehen, daß aus diesem Kapitel in einigen Jahren ein Buch werden müßte, denn die Formenmannigfaltigkeit dieser neu erschlossenen biologisch einheitlichen Pilzgruppe ist fast ebenso groß, ja vielleicht größer als die Specieszahl der Cicaden, Cocciden, Psylliden usw. der ganzen Erde; vielleicht größer, weil, wie wir

sahen, viele Formen, zwei, ja unter Umständen drei verschiedene Pilze führen. Und was wissen wir endlich über symbiontische Darmbewohner der Wirbellosen? Hier scheint mir noch ein großes, unbebautes Feld, das die allmählich entstehende Physiologie der Wirbellosen nicht vernachlässigen darf.

Sicherlich ist das, was wir an intracellularen Symbionten bei Insekten heute kennen, keine systematische Einheit. Es fällt nicht schwer, von vornherein die Symbionten der Blattiden als echte Bakterien abzutrennen. BLOCHMANN hatte ihre Natur schon vermutet und MERCIER hat sie durch seine Kulturen zur Gewißheit erhoben. Gewiß ist dieser *Bacillus cuenoti* aber nicht der einzige Blattidenbewohner. Es fehlen jedoch heute noch vergleichende Untersuchungen an einer größeren Artenzahl, selbst an den einheimischen Formen. Das gleiche gilt höchstwahrscheinlich von den Organismen, die BLOCHMANN bei Ameisen entdeckte. Über sie will ich in einer folgenden Studie eingehender berichten.

Weitere echte Bakterien sind uns nicht bekannt geworden. Wir können mit Bestimmtheit sagen, daß die Symbionten der Cicaden, Cocciden usw. keine Bakterien sind.

Dagegen spricht vor allem die Vermehrung durch Knospenbildung, wie sie an sehr vielen Formen gefunden wurde, die Art der Mycelbildung, das Fehlen von bakteriensporenähnlichen Bildungen, das Auswachsen zu langen Schläuchen und anderes mehr. Auch fehlt den Organismen offenbar nirgends ein Kern, wenn es manchmal auch Schwierigkeiten macht, ihn aufzudecken, und bei manchen Arten bis jetzt nicht gelungen ist. Er ist stets aus einem Caryosom und einem homogenen einhüllenden Bläschen zusammengesetzt. Ich habe auch zum ersten Male seinem Teilungsmodus Beobachtung geschenkt (von einer Angabe BALBIANI's für Aphiden abgesehen). Das Caryosom teilt sich dabei, die Tochtercaryosomen bleiben mit einer zarten Desmose verbunden; der chromatinfreie Teil des Kernes zerschnürt sich gleichzeitig. Erst relativ spät folgt die Teilung des Plasmas.

Das meiste, was wir von den Formen wissen, erinnert an Hefepilze, und dafür haben sich auch eine Anzahl Kenner auf dem Gebiete entschieden. VEJDOVSKY, NEMEČ, LINDNER haben sich dahin ausgesprochen und ŠULC und PIERANTONI teilen die Ansicht. Auch GUILLIERMOND hält dies nach dem bisher Publizierten für wahrscheinlich. DOBELL äußert sich bezüglich der *Kermincola* ŠULC dahin, daß sie sicher ein Pilz und kein Bakterium sei. Zu dem *Schizosaccharomyces chermitis strobilobii* bemerkt er, daß er große Ähnlichkeit mit manchen „fusiformen Bakterien" habe.

Zur Klarstellung der Verwandtschaften gehören vor allem künstliche Kulturen, die den Pilzen einen anderen Vegetationsmodus geben. Man hat auch bei pathologisch wirksamen Hefen Veränderungen in der Vermehrungsweise innerhalb des fremden Organismus beobachtet. Wir halten auch die Hefennatur für einen großen Teil der Symbionten für ziemlich sicher, aber auch die bisherige Hefenforschung liegt mit ihrer Systematik im Argen und führt eine Anzahl „hierhergehöriger" unklarer Organismen. Diese werden nun beträchtlich vermehrt.

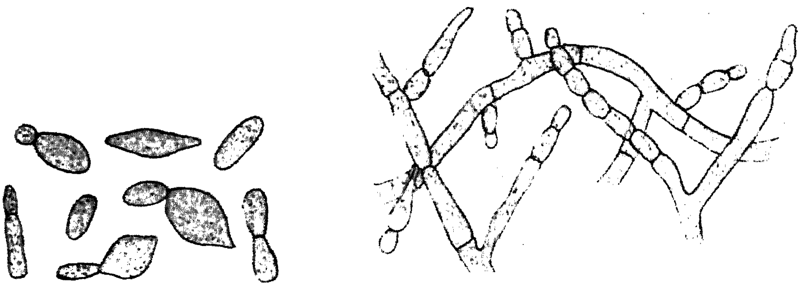
Es ist uns allein möglich, gewisse einheitliche Gruppen innerhalb der Symbionten aufzudecken und zu betonen, um so eine gewisse Ordnung zu schaffen. Die erste, die wir zusammenstellen, enthält nur Organismen, die in fakultativen Mycetocyten oder in der Lymphe leben, dort nie Mycelien bilden, in allen Entwicklungsstadien des Wirts auf dem gleichen Stadium stehen, stets in ihrer Gestalt zwischen Zigarren-, Zitronen- oder Tränenform sich bewegen und einen meist deutlichen Kern besitzen. Hierher sind zu stellen:

Saccharomyces apiculatus var. *parasiticus* Lindner 1895.

Der *Saccharomyces apiculatus* Rees. (*Hansenia apiculata* Lindner) ist eine auf süßen Früchten (Stachelbeeren, Weinbeeren, Kirschen, Pflaumen) im Sommer, und in der Erde im Winter lebende Hefe von nicht ganz sicherer Stellung. Ihre Zellen sind meist zitronenförmig. Sie liefert wenig Alkohol ($^1/_6$ im Vergleich zu *Saccharomyces cerevisiae*), da sie Maltose nicht vergärt und auch Saccharose nicht invertieren kann. Bei ungünstigen Verhältnissen herrschen eiförmige oder verlängerte Formen vor. Lindner gibt an, daß sie in der Kultur erst Sporen bilde und zwar eine im Ascus.

Dieser Form schloß nun Lindner 1895 Organismen an, die, ähnlich gestaltet, sich in Cocciden auf Oleander, Lorbeer, Myrten, Epheu usw. fanden. Wir glauben, daß dies eine zu weitgehende Homologisierung einer ganzen Anzahl verschiedener Organismen war, und daß dieser Terminus am besten überhaupt zu streichen ist, da die folgenden Untersuchungen gezeigt haben, daß auch ganz nahestehende Tiere systematisch zu trennende Symbionten besitzen. Kohl schreibt in seinem Lehrbuch, daß er Lindner's Beobachtungen an Cocciden von Aprikosen, Phönixpalmen, Epheu bestätigt habe und bildet Pilze aus einer „Epheuschildlaus" ab. Er steht nicht an, dem Lindner'schen Sammelbegriff beizustimmen.

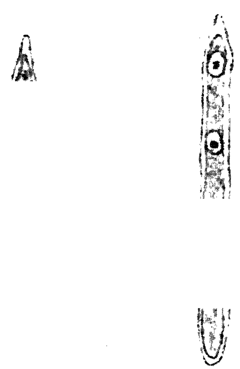
Oospora saccardiana AM. BERLESE 1906 (Textfig. 18) lebt zahlreich (etwa 60—70000 in der Lymphe von *Ceroplastes rusci* (Coccide). In dem Wirtstier bildet sie kein Mycel, sondern nur freie saccharomycetenähnliche Formen; länglich eiförmig, oft an beiden Seiten zugespitzt, zitronenförmig; meist 6—7 μ lang und 2—2,5 μ breit; granuliertes Plasma. Knospung meist an einem Ende, selten an beiden. Vor der Eiablage finden sich zahlreiche große Individuen, bis zu 16—18 μ.



18a 18b

Textfigur 18. *Oospora saccardina* AM. BERLESE.
a) Form aus dem Wirtstier, b) auf künstlichem Nährboden (nach BERLESE).

In Gelatinekulturen mycelbildend, reich unregelmäßig verzweigt, trennende Querwände. 1,8—2,5 μ Durchmesser. Endständige Conidien auf kurzen Ästen, elliptisch eiförmig (5,3—6 $\times$ 2—2 μ), innen granuliert, hyalin. — Aerob; bestes Substrat Gelatine; wächst langsam auf Agar, Glycerin, Kartoffel usw.; keine Fermentation in Zuckerlösungen.



Textfigur 19.
Kermincola kermesina K. ŠULC. (Nach VEJDOVSKY.)

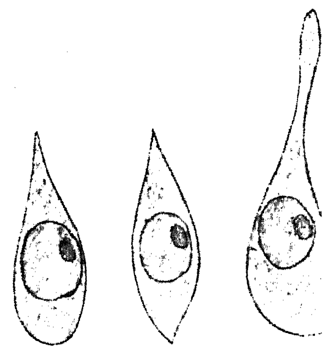
Kermincola kermesina ŠULC 1906 (Textfig. 19)

lebt in *Kermes quercus* (Coccide); meist länglich, mit parallelen Seiten, 20 μ lang, 4 μ breit; das eine Ende breit abgerundet oder allmählich abgestutzt, das andere rasch verschmälert, zipfelartig ausgezogen. Im Wirtstier kein Mycel bildend. Im Leben weingelb oder wasserhell; die periphere Zone und Spitze fast durchsichtig; feinkörniges Plasma mit metachromatischen Massen in der

Mitte. Kern sehr deutlich, rund, mit homogenem Kernsaft und rundem Caryosom[1]), 3 μ im Durchmesser, in der Mitte des Pilzes, nur selten an einem Ende. Hie und da Individuen mit 2—4 Kernen; dann 40—60 μ lang. Das zipfelartige Ende manchmal gespalten. Knospen terminal. In Kulturen nicht beobachtet (Wasserkulturen abgesehen, in denen Membranverstärkung auftritt; Vejdovsky).

Kermincola physokermina Šulc (Textfig. 20)

lebt in *Physokermes abietis* (Coccide). Im Wirtstier kein Mycel bildend. Kürzer als *K. kermesina*, 10 μ lang, 3 μ breit; tränenförmig, selten an beiden Enden spitz und dann spindelförmig. Plasma hie und da mit Vacuole und Körnchen. Kern sehr groß, relativ größer als bei *K. kermesina*, mit peripher liegendem Caryosom, deutlich; ohne lichte Randzone. Plasma dicht. Knospung in der Längsachse.

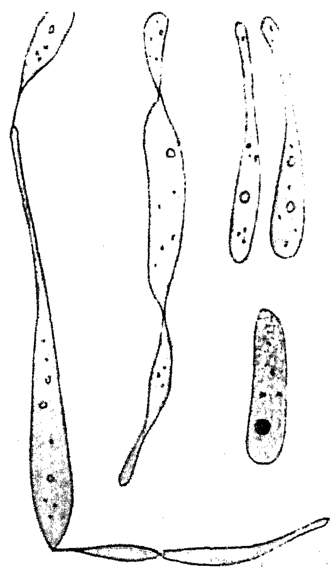


Textfigur 20. *Kermincola physokermina* K. Šulc. (Nach K. Šulc.)

Saccharomyces cicadarum Šulc 1910.

(Textfig. 21; Taf. 6 Fig. 4)

lebt im Fettkörper der *Cicada orni*; nur vorübergehend noch in der Lymphe, infiziert das Ei gemeinsam mit *Cicadomyces cicadarum*; im Wirtstier kein Mycel bildend. Die nichtsprossende Zelle 10—12 μ lang, 2—3 μ breit, oft viel länger. Die eine Hälfte meist schmäler, die andere breiter als die Mitte, erstere spitz auslaufend, letztere stumpf, daher schlank-tränenförmig. Ein Kern (Caryosom mit Bläschen), selten



Textfigur 21. *Saccharomyces cicadarum* K. Šulc. (Nach Šulc.)

[1]) Vejdovsky gibt an, daß bei keinem anderen Saccharomyceten der Kern so deutlich sei.

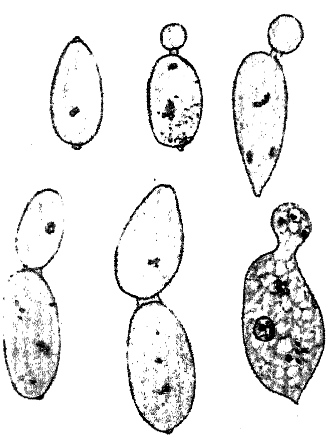
2—3 (ŠULC) von 0,6 μ Durchmesser, meist im stumpfen Ende; fein reticuliertes Plasma; oft eine Vacuole im hinteren Teil; einige kleine metachromatische Körner. Sprossung polständig, gelegentlich bleiben bis zu 5 Individuen vorübergehend beisammen (ŠULC), zum Teil nur durch feine Fäden verbunden.

Saccharomyces macropsidis lanionis ŠULC 1910 (Textfig. 22)

lebt frei in der Lymphe von *Macropsis lanio* L. (Jassiden, Cicaden). Bildet im Wirtstier kein Mycel. 3 μ lang, 1 μ breit; länglich eiförmig; oder an einem oder beiden Enden zugespitzt. Plasma grobwabig; Kern deutlich, rund, meist mittelständig; einige metachromatische Körner. Sprossung terminal, Knospe anfangs regelmäßig elliptisch, dann schön eiförmig, mit der stumpfen Seite nach der Mutterzelle gewandt; größere und kleinere Vacuolen; keine längeren Sproßverbände gefunden.

Textfigur 22.
Saccharomyces macropsidis lanionis ŠULC. (Nach ŠULC).

Saccharomyces conomeli limbati ŠULC 1910 (Textfig. 23)



Textfigur 23.
Saccharomyces conomeli limbati ŠULC.
(Nach ŠULC.)

lebt frei in Menge in der Lymphe von *Conomelus limbatus* FAB. (Fulguriden, Cicaden). Keine Mycelbildung im Wirtstier; meist elliptisch oder eiförmig, selten biskuitförmig. Plasma grobwabig; metachromatische Körner klein, vielfach in Häufchen. Kern klein, mittelständig oder wandständig, deutlich. Sprossung. Die Sprossen terminal oder etwas seitlich-terminal, zuerst rund, dann allmählich eiförmig: lösen sich erst, wenn sie die Größe der Mutterzelle erreicht haben; nie mehr als zwei Individuen zusammenhängend; Länge 3 μ, Breite 1 μ.

Coccidomyces rosae Buchner 1911 (Taf. 3 Fig. 1—7)
lebt in Fettzellen und der Lymphe von *Lecanium corni* Bouché (Cocciden), länglich, meist an einem Ende spitz auslaufend, am anderen rund, oft auch an beiden Enden spitz; diffus zerstreute Granula, Knospung an der Spitze ca. 8,5 μ lang.

Psyllidomyces tenuis n. gen. n. sp. (Taf. 5 Fig. 4—7)
lebt in den Fettzellen und der Lymphe einer Psyllide der Weide, die außerdem noch zwei andere Pilze beherbergt; ob stets, ist nicht ganz sicher. Gelegentlich findet er sich auch im Mycetom selbst; ähnlich der *Kermincola kermesina* Šulc; stabförmig, an beiden Enden meist spitz zulaufend; doch die längste Strecke mit parallelen Wänden. Kerne in der Mitte, mit fast ebenso großem Durchmesser wie der des Pilzes selbst. Variiert ziemlich in der Länge. Manchmal zwei- und dreikernige Individuen, die dann entsprechend länger sind. Mycelbildung im Wirtstier nicht vorhanden. Plasma stark granuliert.

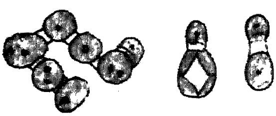
Lecaniascus polymorphus Moniez 1887
lebt in *Lecanium hesperidum*, sehr veränderlich; länglich eiförmig und dann 4—5 μ lang. Knospung wie bei Hefen. Es entstehen im Wirtstier Mycelien bis zu 50—60 μ Länge mit Einschnürungen. Ziemlich selten Ascosporen von variabler Form, Länge 40 μ und mehr, voll länglich ovaler Sporen. Diese Angaben stimmen schlecht zu den vorstehenden und der genauen Schilderung Leydig's von dem *Lecanium hesperidum*-Symbionten, von dem die erste Entdeckung stammt, der nie Mycelien fand. Es ist überhaupt der einzige Fall, daß ein Pilz von dieser Gruppe im Wirtstier mycelbildend vorgefunden wurde. Vejdovsky hält es für möglich, daß Moniez Lecanien vorlagen, die von Mycelien der *Alternaria tenuis* befallen war. und ich schließe mich dem an.

Eine weitere wahrscheinlich einheitliche Gruppe besteht aus kleinen, meist runden Organismen, als deren Typ die Symbionten der Aphiden gelten können. Bei ihnen kommt Teilung durch Querwandbildung vor und Knospung scheint im Wirtstier zu fehlen. Dann offenbaren sie sich aber unter Umständen in Kulturen als Saccharomyceten mit typischer Knospung (Pierantoni für Aphidensymbionten). Šulc stellt sie unter die Gruppe der Schizosaccharomyceten, einer Gattung, die — von Lindner (1895) entdeckt — sich in heißen

Ländern findet (Afrika, Türkei, Kleinasien) und sich durch die Querwandbildung von *Saccharomyces* unterscheidet. Sie enthält durchweg Gärungserreger.

Wir sind bei unseren heutigen Kenntnissen nicht imstande, über diese Homologisierung Sicheres zusagen. Knospung geht meines Wissens den wenigen, der Brauereiwissenschaft bekannten Formen ab. Dagegen bestehen zweifellos gewisse Übereinstimmungen im Teilungsmodus; es fehlen vor allem die typischen Sporulationszustände, um die Einordnung zu stützen.

Schizosaccharomyces aphidis ŠULC 1910 (Textfig. 24) nennt ŠULC den Symbionten der *Aphis amenticola.* Lebt in obligatorischen Mycetocyten; kreisrund, 4 μ Durchmesser. Querteilung. Sporenbildung wie bei *S. aphalarae calthae.* Sproßverbände, deren Individuen eine breite Verbindung besitzen.



Textfigur 24. *Schizosaccharomyces aphidis* K. ŠULC. (Nach ŠULC.)

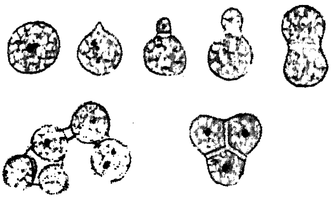
Schizosaccharomyces drepanosiphi n. sp. (Taf. 1).

ŠULC scheint dazu zu neigen, daß die Aphidensymbionten alle gleich seien. Dies ist sicher nicht der Fall. Schon die ganz verschiedenen Färbungen deuten darauf und die variablen Formen der Infektion. Ich nenne die vorstehende Art nur mit Vorbehalt Schizosaccharomyces. Sie ist in den einzelnen Zellen von verschiedener Größe. Die Radien der kleinsten verhalten sich zu den größten beobachteten etwa wie 1 : 10. Je größer der Pilz ist, desto größer werden die Waben des Plasmas. Besonders dicht sind einzelne Ansammlungen an der Peripherie, so daß die Form auf den ersten Blick wie kleine Kerne aussieht. Die Kerne sind jedoch Caryosomkerne, die in großen und kleinen Individuen gleich klein sind. Ihre Teilung beschrieben. Bei Wanderungen (Infektion) können die Kugeln länglich werden. Individuum im Ei 2—4 μ im Durchmesser.

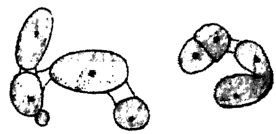
Schizosaccharomyces aphalarae calthae ŠULC 1910 (Textfig. 25)

lebt zusammen mit zwei anderen Pilzen im Mycetom von *Aphalara calthae* (Psylliden); kreisrund, dichtes Plasma, metachromatische Körper und Vacuolen. Querteilung und Sprossung; durch letztere

entstehen Sproßverbände mit bis 6 Individuen, die breit zusammenhängen. Sporenbildung (meist 3 in einer Zelle). Copulation aus hantelförmigen Individuen erschlossen. Durchmesser 4 μ.



Textfigur 25.
Schizosaccharomyces aphalarae calthae ŠULC. (Nach ŠULC.)



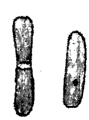
Textfigur 26.
Schizosaccharomyces psyllae försteri ŠULC. (Nach ŠULC.)

Schizosaccharomyces psyllae försteri ŠULC 1910 (Textfig. 26) lebt in *Psylla försteri* (Psylliden); länglich elliptisch. Sproßverbände.

Schizosaccharomyces chermetis strobilobii ŠULC 1910 (Textfig. 27)

lebt in Mycetomen in *Chermes* (*Gnaphalodes*) *strobilobius* KALT. 1—2 μ lang; kümmelsamenförmig, einige Vacuolen, metachromatische Körperchen, deutlicher Kern. Teilung durch quere Scheidewand, dann Einschnürung, bis die Tochterindividuen nur noch ein langer dünner Faden hält. Sprossung nicht bekannt.

Textfigur 27.
Schizosaccharomyces chermetis strobilobii ŠULC. (Nach ŠULC.



Textfigur 28.
Schizosaccharomyces chermetis abietis ŠULC. (Nach ŠULC.)

Schizosaccharomyces chermetis abietes ŠULC 1910 (Textfig. 28) lebt in Mycetomen in *Chermes abietis L.*, etwa so lang wie vorhergehende Form; länglich oval, mit fast parallelen Seiten. Querteilung.

Keine Fäden zwischen Tochtertieren. Sprossung nicht beobachtet. Ähnlichkeit mit *Schizosaccharomyces pombe* LINDNER.[1])

Schizosaccharomyces šulcii BUCHNER = *Cicadomyces šulcii* BUCHNER 1911 (Taf. 8).

Ich stelle mit Vorbehalt diesen Pilz unter den Gattungsnamen *Schizosaccharomyces*, um anzudeuten, daß er zu den im vorstehenden aufgeführten Organismen zu rechnen ist. Er lebt in den Fettzellen einer Cicade aus Japan, die außerdem einen Mycetombewohner führt. Wenn er sich wenig teilt (bei der Infektion vor allem) ist er rund, wenn er knospt, birnförmig. Knospungspunkt ist der spitz auslaufende Teil. Sproßverbände von vielen Individuen verschiedenster Größe, mit zentralem Vereinigungspunkt; infolgedessen oft regelmäßig rosettenförmg. Außerdem Teilung durch Querteilung, biskuitförmiges Einschnüren. Plasma meist mit einer großen Vacuole, so daß Ringform entsteht. Bei der Teilung teilt sich auch die Vacuole; besonders an knospenden Individuen die Vacuolen kleiner und zahlreicher; wechselnde Mengen färbbarer Substanz im Plasma. Kern besteht aus Caryosom und Bläschen. Um den Pilz oft eine homogene helle Zone. Durchmesser der Individuen im Ei ca. 3 μ.

Aleurodomyces signoretii[2]) ***n. gen. n. sp.*** (Taf. 4).

Diese Form ist wohl auch hier anzureihen. Sie lebt in obligatorischen Mycetocyten von *Aleurodes sp.*; ist rund oder oval, in der Wirtszelle meist durch den gegenseitigen Druck deformiert. Das Plasma grobwabig, oft mit größeren Vacuolen, in freiem Zustand in Knospung zu beobachten, dann birnförmig, wie *Schizosaccharomyces šulcii* BUCHNER. Knospen in verschiedenen Größen, mit dem spitzen Ende zusammenhängend. Plasma, besonders der kleinen Knospen, mit wechselnden Mengen färbbarer Substanz. Kern vom Caryosomtyp. Teilung nicht beobachtet. Mycetocyten 8—13 μ im Durchmesser, Pilze 2—5 μ.[3])

[1]) Angesichts der differenten Symbionten bei zwei so nahestehenden Chermesarten macht ŠULC mit Recht darauf aufmerksam, daß damit ein wichtiges diagnostisches Mittel zur Identifizierung einzelner Stadien gegeben ist, bzw. für die Selbständigkeit einzelner Arten.

[2]) Ich nenne die Form nach dem ausgezeichneten Coccidenkenner SIGNORET, der als erster den „Pseudovitellus" der Aleurodiden beobachtete (1867).

[3]) Nach den soeben während des Druckes erhaltenen Zuchtresultaten ist es sicher, daß das in Fig. 1 abgebildete Tier einer anderen Spezies angehört.

Es folgt nun eine dritte Gruppe, wenn wir von den Blattidenbakterien absehen, die in ihrer Einheitlichkeit und ihren charakteristischen Eigenschaften sich erst durch die voranstehenden Untersuchungen ergab. Sie wird vor allem durch ihren komplizierten Zyklus gekennzeichnet, den sie im Wirtstier durchläuft. Durchweg geht die Infektion mittels kleiner rundlicher Organismen vor sich, die während der Embryonalentwicklung in Schläuche von oft sehr großer Länge auswachsen, denen Querwände fast völlig (?) fehlen, vor der Infektion unter bestimmten Begleiterscheinungen wieder rund werden, in diesem Zustand eine Teilungsperiode durchmachen und dann erst infizieren. Diese Formen leben ausschließlich in Mycetomen, die zum Teil sehr kompliziert sind, oft mit einem oder selbst zwei anderen Symbionten zusammen. Sie sind zum Teil ungenügend charakterisiert, da nur ein einzelnes Stadium beschrieben wurde (Šulc). Pierantoni hat als erster einen solchen Zyklus mitgeteilt. Hierher sind zu stellen:

Cicadomyces cicadarum Šulc 1910 (Taf. 7).

Von Šulc nur ungenügend charakterisiert. In sehr jungen Mycetomen polygonal bis länglich mit sehr großen runden färbbaren Einlagerungen. In älteren Larven lange Schläuche, denen Querwände fast ganz zu fehlen scheinen. Die färbbaren Kugeln wachsen und verlassen die Schläuche; sie haben auch die Fähigkeit, sich zu teilen. In Imagines wird ein Teil kurz und rund, wächst heran, vermehrt sich in dieser Form, in cystenartigen Verbänden, die nicht in Wirtszellen liegen und infiziert in ihr; bildet intracellular Sporen (?). Lebt nur in Mycetomen des disymbiontischen Tieres. (Was Šulc beschreibt, scheint nur der infizierenden Form anzugehören. Die großen stark färbbaren Kugeln erklärt er für Kerne; bildet Sproßverbände ab. Zum Teil sind die Formen vielleicht durch Zerzupfen deformiert.) Infektion bekannt. Durchmesser der Schläuche 2—3 μ.

Cicadomyces liberiae n. sp. (Taf. 9)

lebt in den peripheren Teilen des Mycetoms einer disymbiontischen Cicade aus Liberia. Macht einen ähnlichen Entwicklungskreis durch wie *Cicadomyces cicadarum.* Infektion durch ovale, rundliche, vielgestaltete Individuen, die sehr reich sind an jenen großen homogenen Kugeln, im Mycetom schlauchförmig auswachsend, jedoch nie so lang wie bei *Cicadomyces cicadarum.* Dabei dann auch die Kugeln hinter-

einander gereiht. Vor der Infektion Abrundung, Teilung in cystenartigen Verbänden, die durch das Plasma mehrkerniger Zellen zusammengehalten werden. Infektion bekannt. Die Individuen dabei 3–8 μ im Durchmesser.

Cicadomyces minnimus n. sp. (Taf. 9)

lebt mit *Cicadomyces liberiae* BUCHNER im gleichen Mycetom, indem er das Zentrum einnimmt; meist dünne nicht sehr lange Schläuche; metachromatische Massen fehlen ganz oder sind nur in Spuren vorhanden. Diese Schläuche verkürzen sich vor der Infektion, werden so rund oder oval, teilen sich dann wiederholt (Mitose beschrieben) und bilden cystenartige Verbände in einkernigen Zellen. Diese kleinen länglichen Körper infizieren und wachsen im embryonalen Mycetom wieder in Schläuche aus. Infektion bekannt. Die Individuen dabei 1,5–3 μ im Durchmesser; im Mycetom der Durchmesser der Schläuche ca. 1 μ.

Cicadomyces sp. (Taf. 8)

lebt im Mycetom einer japanischen disymbiontischen Cicade. Nur Endstadien des Zyklus bekannt, die große Ähnlichkeit mit denen von *Cicadomyces liberiae* haben. Nicht genügend zu charakterisieren. Infektion bekannt. Durchmesser hierbei etwa 8 μ.

Coccidomyces pierantonii BUCHNER 1911.

Während der Infektion stark färbbare runde Körper, aus denen im Mycetom Schläuche werden. Diese verkürzen sich später, werden dabei dicker. In geschlechtsreifen Tieren wieder runde Organismen, die sich jetzt quer teilen, wie alle vorstehenden Arten, jedoch im Gegensatz zu diesen eine Vacuole besitzen. Die starke Färbbarkeit, die den Infektionsstadien der übrigen hierhergehörigen Arten fehlt, tritt erst gleichzeitig mit dem Verlassen des Mycetoms auf. Lebt im Mycetom von *Icerya purchasi* (Cocciden). Auf künstlichen Böden auch Knospung, maximaler Durchmesser 5 μ (nach PIERANTONI). Infektion bekannt.

Cicadomyces aphrophorae salicis ŠULC 1910 (Taf. 11),

von ŠULC benannt, aber nicht beschrieben. Da nach meinen Untersuchungen zwei Pilze in der *Aphrophora* leben, beziehe ich den Namen auf die Form, die im inneren Mycetom lebt; in jüngeren Larven schlanke Schläuche, in älteren dicker und mehr verkürzt;

in geschlechtsreifen Tieren kugelrund oder oval, sich querteilend; Mitose beschrieben. Dabei cystenartige Nester in dem Syncytium bildend; infiziert in dieser Form. Plasma ziemlich locker, mit gelegentlichen Vacuolen in den letzteren Zuständen. Infektion bekannt.

Cicadomyces rubricinctus n. sp. (Taf. 11)

lebt in einem zweiten Mycetom der *Aphrophora salicis*, das mit einem orangeroten Epithel überzogen ist. Recht ähnlich; der gleiche Wechsel von runden und schlauchförmigen Formen. Doch dichteres, stärker färbbares Plasma, und von etwas plumperer Form; mit einem viel deutlicheren, zentralen Korn (Kern?). Infektion bekannt.

Cicadomyces aphrophorae alni K. Šulc 1910

lebt in *Aphrophora alni*, nur benannt, nicht beschrieben; hat sicher einen begleitenden Pilz.

Cicadomyces ptyeli lineati Šulc 1910.

Unter diesem Namen beschrieb Šulc die beiden Formen, die in *Ptyelus lineatus* in getrennten Mycetomen leben. Nachdem meine Untersuchungen der Infektion die völlige Unabhängigkeit beider Formen erwies, kann die Bezeichnung nur noch für einen der beiden Symbionten erhalten bleiben. Ich reserviere ihn für die forma I, die in dem größeren Mycetom lebt, das karminrot gefärbt ist; kreisrund, bohnenförmig oder abgerundet polygonal. Grob vacuolisiertes Plasma; ziemlich große Vacuole; metachromatische Körper. Teils Sproßbildung, teils Querteilung; lange kettenförmige, oft nur durch feine Fäden verbundene Sproßverbände. Die Teilung geschieht durch einseitige keilartige Spalten, wobei die Individuen mit dem entgegengesetzten Teil noch lange zusammenhängen. Größe 6—10 μ. Die zyklische Veränderung von Šulc nicht erkannt.

Cicadomyces minor n. sp.

In dem kleineren Mycetom mit ockergelben Granula im Plasma bei *Ptyelus lineatus*. Nur 3 μ groß, Sprossung ebenso keilförmig. Die Tochterindividuen aber nie durch Fäden verbunden, sondern direkt sitzend. Vacuole. Metachromatin in viel kleineren Körnern als be- *Cicad. ptyeli lineati.* Die zyklische Veränderung von Šulc nicht erkannt.

Cicadomyces aphalarae calthae ŠULC 1910

lebt im Mycetom von *Aphalara calthae* (Psylliden). Ähnlich dem *Cicadomyces ptyeli lineati.* Doch mehr spindelförmig. Die metachromatischen Körner zahlreicher aber kleiner und über den ganzen Zellkörper zerstreut. 10 μ groß. ŠULC bezeichnet diese Form als forma I. Denn es kommt wieder eine forma II vor, die lediglich kleiner ist und wohl sicher auch eine eigene Species darstellt. Doch ist sie nicht genügend zu charakterisieren.

Cicadomyces dubius n. sp. (Taf. 5 Fig. 8)

lebt im zentralen Teil des Mycetoms einer Psyllide der Esche. Feine Schläuche, die außerordentlich dicht verfilzt sind, so daß sie Protoplasmawaben vortäuschen.

Cicadomyces sp. (Taf. 5).

Die übrigen von mir bei Psylliden beschriebenen Formen scheinen mir augenblicklich noch zu ähnlich, als daß man sie ohne genaueres Studium präzisieren kann. Das Vorhandensein länglich wurmförmiger Stadien und abgerundeter läßt vermuten, daß sie ähnliche Veränderungen durchlaufen wie die übrigen hier zusammengefaßten Pilze. Infektion überall in ihren Details unbekannt.

Saccharomyces pseudococci farinosi ŠULC 1910

lebt im Mycetom von *Pseudococcus farinosus* DE GEER, auf Schnitten rund oder bohnenförmig. Sproßverbände; deutlicher Kern, gehört vielleicht hierher, wie der andere mycetombewohnende Coccidenpilz, den PIERANTONI beschrieben hat.

In keine der drei Gruppen fügen sich recht ein, wenigstens soweit wir sie bis jetzt kennen:

Saccharomyces anobii n. sp. (Textfig. 29),

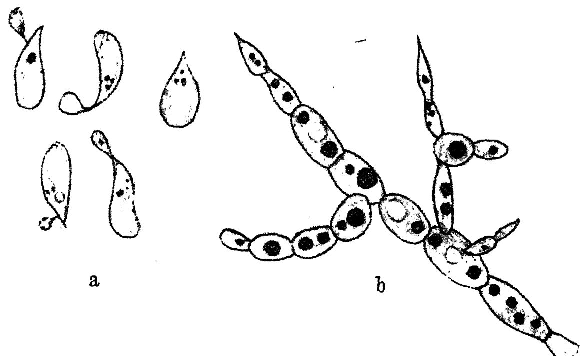
der in den Darmzellen des *Anobium paniceum* lebt. Knospung teils endständig, teils etwas seitlich. Eine oder mehrere ziemlich große Vacuolen. Metachromatische Körner. In Kultur mycelbildend, mit tief eingeschnürten Einzelgliedern (nach ESCHERICH). [1])

---

[1]) Andere inzwischen untersuchte Anobien zeigen teils ein bedeutend gesteigertes symbiontisches Verhältnis, teils eine viel schwächere Infektion mit einem anderen Pilz. Es ist sehr wahrscheinlich, daß hier die Symbiose mit der Cellulosenahrung direkt zusammenhängt.

Coccidomyces dactylopii Buchner 1911

lebt im Mycetom des *Dactylopius citri*, bildet dort in den Wirtszellen cystenartige Bläschen, in denen eine große Anzahl sichelförmig gekrümmte Organismen liegen, die von einer hellen Membran umzogen sind. Die Infektion geschieht durch ebensolche Bläschen.



Textfigur 29. *Saccharomyces anobii* Buchner.
a) Aus dem Wirtstier, b) auf künstlichem Nährboden. (Nach Escherch.)

Liste der genauer charakterisierten symbiontischen Organismen der Insekten.

Bacillus cuenoti Merc.
(*Saccharomyces apiculatus* var. *parasiticus* Lindner).
Oospora saccardiana Am. Berlese.
Kermincola kermesina Šulc.
" *physokermina* Šulc.
Saccharomyces cicadarum Šulc.
" *macropsides lanionis* Šulc.
" *conomeli limbati* Šulc.
Coccidomyes rosae Buchner.
Psyllidomyces tenuis Buchner.
Lecaniascus polymorphus Moniez.
Schizosaccharomyces aphidis Šulc.
" *drepanosiphi* Buchner.
" *aphalarae calthae* Šulc.
" *psyllae försteri* Šulc.
" *chermetis strobilobii* Šulc.
" *šulcii* Buchner.
Aleurodomyces signoretii Buchner.

Cicadomyces cicadarum Šulc.
„ *liberiae* Buchner.
„ *minnimus* Buchner.
Coccidomyces pierantonii Buchner.
Cicadomyces aphrophorae salicis Šulc.
„ *rubricinctus* Buchner.
„ *aphrophorae alni* Šulc.
„ *ptyeli lineati* Šulc.
„ *minor* Buchner.
„ *aphalarae calthae* Šulc.
„ *dubius* Buchner.
Saccharomyces pseudococci farinosi Šulc.
„ *anobii* Buchner.
Coccidomyces dactylopii Buchner.

D. Beziehungen zu den übrigen Fällen von intracellularer Symbiose im Tierreich.

Wir haben bisher immer nur von intracellularen Symbionten bei Insekten gesprochen. Es bleibt uns noch übrig, eine Antwort auf die Frage zu geben, wo wir sonst im Tierreich etwas kennen von solchem Zusammenwohnen und ob es sich um Vergleichbares handelt.

Wir können sagen, daß sich vielleicht in allen Gruppen der Wirbellosen, die Mollusken ausgenommen, fremde Organismen in bestimmten Gegenden des Körpers, vom Darmlumen abgesehen, finden, die stets vorhanden sind, ohne das Tier zu schädigen, und die, soweit die hier dürftigen Angaben reichen, wie bei den Insekten, bereits auf das Ei übertragen werden. Es bestehen jedoch zwei große Unterschiede. Einmal handelt es sich in allen diesen Fällen um zweifellose Algen und ferner kommt es nie zu einer Konzentration in bestimmte Zellen oder gar kompliziertere Organe. Damit geht Hand in Hand, daß die Infektion eine diffusere ist, und sich offenbar im Ei nie streng umschriebene Algenbezirke finden. Es sind das alle jene als gelbe und grüne Zellen beschriebenen Organismen. Wenn ich ein paar Beispiele im folgenden anführe, so verzichte ich vollkommen auf eine Wiedergabe der gesamten recht zerstreuten Angaben.

Während bei Foraminiferen gelbe Zellen selten zu sein scheinen, sind sie bei Radiolarien bekanntlich außerordentlich häufig. Amöben, Flagellaten und Ciliaten kennen wir als Wirte von Algenzellen. Es folgen die Spongien mit einer großen Anzahl von Angaben. Hier sollen Chlorophyceen (Zoochlorellen), Cyanophyceen (*Oscillaria* u. a.), Florideen und Zooxanthellen vorkommen.[1] Die Cölenteraten haben die Algen nur im Entoderm. Die Zoochlorellen der *Hydra* sind bekannt, weiter aber besitzen *Sarsia*, *Rhizostoma*, *Cassiopeia*, *Velella*, *Porpita* und wohl noch viele andere Zooxanthellen. Die der Anthozoen sind vor allem durch Hertwig, Brandt und Geddes studiert worden. *Gorgonia*, *Anthea*, *Actinia*, *Adamsia*, *Cladocora* und viele sonst gehören hierher.

Für Ctenophoren kenne ich nur Angaben von Chun (1880) und Moseley (1882), die *Euchlora* betreffen.

Ob die Deutung gewisser selbständiger Zellen bei Echinodermen (*Echinocardium*, *Holothuria*, *Paralcyonium*) als gelbe Zellen durch Brandt in der Folge eine Bestätigung gefunden hat, weiß ich nicht anzugeben; das gleiche gilt für *Zoobothrium pellucidum* (Bryozoon).

Außer Zweifel stehen dagegen wieder die Symbionten der Turbellarien, gelbe und grüne Zellen, die sich bei mehreren Formen lediglich im Parenchym finden (*Convoluta*; von dieser wissen wir, daß verschiedene Arten auch verschiedene Algenspecies führen).

Auch *Eunice* soll nach Brandt mit gelben Zellen gefunden werden (ob nur gelegentlich?). Vom Regenwurm endlich haben wir zu berichten, daß sich an zwei Stellen des Körpers Bildungen finden, für die die Bakteriennatur wahrscheinlich gemacht wurde.

Im Parenchym liegen gedrungene längliche Stäbchen, die Cuénot für solche zu halten geneigt ist, und Maziarski (1905) meint, daß die Stäbchen, die die Ampulle im Nephridium auskleiden, echte Bakterien seien, Verhältnisse, die erst einer eingehenden Prüfung bedürfen.

Bekannt sind weiterhin die Zoochlorellen bei *Bonellia viridis*; zweifelhafter Natur dagegen sind die Angaben über *Idotea* (Geddes) (Crustaceen). Was die Infektion anlangt, so sammeln sich bei *Hydra viridis* besonders viele Algen im Entoderm, soweit es unmittelbar an das wachsende Ei grenzt, und durchtreten ziemlich spät an allen Stellen die Stützmembran, um sich im Ei scheinbar wahllos zu ver-

[1]) Es gibt interessanterweise hier und bei *Velella* Angaben, daß zwei verschiedene Algen nebeneinander anzutreffen seien.

teilen. Ähnlich ist der Vorgang bei den weiblichen Medusen von *Millepora* beschrieben worden (MANGAN 1909).

Wir können nach dieser kursorischen Übersicht sicherlich sagen, daß die Verbreitung intracellulärer Symbionten von Algennatur eine sehr weitgehende ist. Über ihre Bedeutung kann kein Zweifel sein. Es ist allgemein anerkannt, daß die Zooxanthellen die tierische Kohlensäure verwenden und das Tier einen großen Teil seines Sauerstoffbedarfs an dem von den Algen ausgeschiedenen deckt. Weiterhin speichern die Algen Kohlehydrate, besonders Stärke, von denen sehr wahrscheinlich auch dem Tier ein Überschuß zukommt.

Diesem großen Erscheinungskomplex tritt nun ein zweiter ebenso geschlossener von anderer Bedeutung gegenüber; und erst durch das genauere Stadium der Insektensymbionten ist unsere Kenntnis von intrazellularen Symbionten einigermaßen vervollständigt worden. Auf beiden Gebieten ist noch viel zu tun, die Zoochlorellenfrage ist etwas unmodern geworden, nachdem sie in den 80er Jahren lebhaftes Interesse gefunden hatte. Vielleicht findet sie nun wieder neue Bearbeiter, die uns Aufklärung geben, wie die Algen auf ein bestimmtes Keimblatt allein festgelegt werden, ob die Infektion stets nur eine diffuse ist oder inwieweit auch hier komplizierte taktische Wechselbeziehungen bestehen. Mehr aber noch ist zu hoffen und zu wünschen, daß das Gebiet der Insektensymbiose ausgebaut wird. Hier muß vor allem die Hilfe der Bakteriologen, Botaniker und Physiologen angerufen werden. Damit soll aber nicht gesagt sein, daß die morphologische Untersuchung keine Aufschlüsse mehr zu bringen hat. Das Studium der Infektion bei viviparen Cocciden, bei darmzellenbewohnenden Hefen, bei Psylliden, ferner die Entwicklungsgeschichte der Mycetome, besonders bei disymbiontischen Tieren, die Symbionten der Ameisen usw., das alles verspricht noch interessante Resultate, abgesehen davon, daß sicherlich mit den Angaben, die wir augenblicklich besitzen, die Verbreitungsgrenze der Erscheinung nicht abgesteckt ist.

Literaturverzeichnis.

BABOROVÀ, M. Z.: Fettkörper der Arthropoden (tschechisches, ungedrucktes Manuskript). Prag 1902 (nach ŠULC).

BALBIANI: Note sur la reproduction et embryogénie des Pucerons. in: CR. Acad. Sc. Paris vol. 62. 1866.

— Mémoire sur la génération des Aphides. in: Ann. Sc. nat., Zool. (5) vol. 11. 1869. (Art. 1.)

— ibid. vol. 14. 1870. (Art. 2 u. 9.)

— ibid. vol. 15. 1872. (Art. 1 u. 4.)

— Sur l'embryogénie de la Puce. in: CR. Acad. Sc. Paris vol. 81. 1875.

— Observations sur la reproduction de Phylloxera du Chêne. in: Ann. Sc. nat. Zool. (5) vol. 19. 1874.

— Remarques sur la note précedente. ibid. (5) vol. 7. 1867 (siehe CLAPARÈDE).

— Leçons sur les Sporozoaires. Paris 1884.

BERLESE, AM.: Le Cocciniglie italiane, viventi sugli agrumi. Parte I. 1. Dactylopius. in: Rivista Pathologia vegetale. Ann. 2. 1893.

— Sopra una nuova Mucedinea parassita del Ceroplastes Rusci. in: Redia vol. 3. 1905.

— Gli Insetti. Milano 1909.

BLOCHMANN, F.: Über das regelmäßige Vorkommen von bakterienähnlichen Gebilden in den Geweben und Eiern verschiedener Insekten. in: Ztschr. Biol. vol. 24. (N. F. vol. 6.) 1887.

— Über die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. in: Festschr. naturh.-med. Ver. Heidelberg. 1886 (vorl. Mitteil. hierzu in: Verh. naturh.-med. Ver. Heidelberg [N. F.] vol. 3. 1884).

— in: Biol. Ctrbl. vol. 6. 1886. (Autoreferat.)

— Über die Richtungskörper bei den Eiern der Insekten. in: Morphol. Jahrb. vol. 12. 1887 (enthält ersten Hinweis auf die Blattiden-Bakterien).

— Über das Vorkommen von bakterienähnlichen Gebilden in den Geweben und Eiern verschiedener Insekten. in: Ctrbl. Bakteriol. vol. 11. 1892.

BRANDT, C.: Über das Zusammenleben von Tieren und Algen. in: SB. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1881.

— Über die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Tieren. 1. Artikel in: Arch. Anat. Physiol., Physiol. 1882.
2. Artikel in: Mittheil. zool. Stat. Neapel vol. 4. 1883.

BRASS, A.: Zur Kenntnis der Eibildung und der ersten Entwicklungsstadien bei den viviparen Aphiden. Halle a. S. 1883 (auch in: Ztschr. Naturwissensch.).

BUCHNER, P.: Über intrazellulare Symbionten bei zuckersaugenden Insekten und ihre Vererbung. in: SB. Ges. Morph. Physiol. München 1911. Auch tschechisch in: Živa. Prag 1912.

BÜTSCHLI, O.: Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle. 1876.

CLAPARÈDE: Note sur la reproduction des Pucerons. in: Ann. Sc. nat., Zool. (5) vol. 7. 1867.

Claus, L.: Beobachtungen über die Bildung des Insekteneies. in: Ztschr. wiss. Zool. vol. 14. 1864.

Conté, A. et L. Faucheron: Présence de levures dans le corps adipeux de divers Coccides. in: CR. Acad. Sc. Paris vol. 145. 1907.

Cuénot: Études physiologiques sur les Orthoptères. in: Arch. Biol. vol. 14. 1892.

Dobell, C. Cl.: Contributions to the Cytology of the Bacteria. in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.) vol. 56. 1911.

Dreyfus, L.: Zu S. Krassilstschiks Mitteilungen über die vergleichende Anatomie und Systematik der Phytophthires mit besonderer Bezugnahme auf die Phylloxera. in: Zool. Anz. Jg. 17. 1894.

Entz-Geza: Über die Natur der Chlorophyllkörperchen niederer Tiere. in: Biol. Ctrbl. vol. 1. 1882.

Escherich, K.: Über das regelmäßige Vorkommen von Sproßpilzen in dem Darmepithel eines Käfers. in: Biol. Ctrbl. vol. 20. 1900.

Famintzin, A.: Beitrag zur Symbiose von Algen und Tieren. I. II. III. in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg (7) vol. 36. 1889 und vol. 38. 1891.

Flögel, J. H. L.: Monographie der Johannisbeerenblattlaus. (Aphis ribis L.). in: Ztschr. wiss. Insektenbiol. N. F. vol. 1. 1905.

Forbes: Bacteria normal to digestive organs of Hemiptera. in: Bull. Illinois State Lab. nat. Hist., Art. 1. v. IV. 1892.

Frenzel, J.: Einiges über den Mitteldarm der Insekten. in: Arch. mikrosk. Anat. vol. 26. 1886.

Geddes: Sur la Chlorophylle animale et la fonction des Planaires vertes. in: Arch. Zool. expér.

— Further researches on Animals containing Chlorophyll. in: Nature vol. 25. 1882.

Henneguy: Les Insectes. Paris 1904.

Heymons, R.: Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. in: Nova Acta Leop. Carol. Akad. vol. 74 Nr. 3. 1899.

— Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena 1895.

Huxley, On the agamic reproduction and morphology of Aphids. in: Trans. Linn. Soc. London. vol. 22. 1858.

Karawaiew, W.: Zur Anatomie und Metamorphose des Darmkanals der Larve von Anobium paniceum. in: Biol. Ctrbl. vol. 19. 1899.

Königsberger und Zimmermann: in: Mededeel. uit Slands Plantentuin vol. 44. Batavia 1901.

Kohl, F. G., Die Hefepilze, ihre Organisation, Physiologie, Biologie und Systematik sowie ihre Bedeutung als Gärungsorganismen. Leipzig 1908.

Korschelt, E.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. in: Zool. Jahrb. vol. 4. Anat. 1891.

Krassilschtschik, M.: Sur les bactéries bioptytes. Note sur la symbiose des pucerons avec les bacteries. in: Ann. Inst. Pasteur vol. 3. 1889.

— Über eine neue Kategorie von Bacterien (Biophyten), die im Innern eines Organismus leben und ihm Nutzen bringen. in: 8. Kongreß russ. Naturf. Ärzte. Sitz. 16. Jan. 1890. (Bericht in: Biol. Ctrbl. Bd. 10. 1890.)

Krassiltschik, S.: Zur Anatomie der Phytopthires. in: Zool. Anz. Jg. 15. 1892.

— Zur Anatomie und Histologie der Phylloxera vastatrix. in: Horae Soc. entomol. Rossic. 1892.

Labbé: Sporozoa. in: Das Tierreich. Lief. 5. 1899.

LANCASTER: The mode of occurence of chlorophyll in Spongilla. in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.) vol. 14. 1874.

— Chlorophyll in turbellarian worms and other animals. ibid. vol. 19. 1879.

— On the chlorophyll corpuscles and amyloid-deposits of Spongilla and Hydra. ibid. vol. 22. 1882.

LEYDIG, F.: Einige Bemerkungen über die Entwicklung der Blattläuse. in: Ztschr. wiss. Zool. vol. 4. 1850.

— Zur Anatomie von Coccus hesperidum. ibid. vol. 5. 1854.

LINDINGER, L.: Die Coccidenliteratur des Jahres 1907. in: Ztschr. wiss. Insektenbiol. 1908.

LINDNER, P.: Saccharomyces apiculatus parasiticus. in: Ctrbl. Bakteriol. Abt. 2 vol. 1. 1895.

— Das Vorkommen der parasitischen Apiculatus-Hefe in auf Epheu schmarotzenden Schildläusen und dessen mutmaßliche Bedeutung für die Vertilgung der Nonnenraupe. in: Wochenschr. Brauerei. 1907.

LUBBOCK: On the ova and pseudova of insects. 1859.

MARK, C.: Beiträge zur Anatomie und Histologie der Pflanzenläuse, insbesondere der Cocciden. in: Arch. mikrosk. Anat. vol. 13.

MANGAN, JOS.: The entry of Zooxanthellae into the ovum of Milleporum and some particulars concerning the Medusa. in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.) vol. 53. 1909.

MAZIARSKI, J.: Recherches cytologiques sur les organes segmentaires des vers de terre. in: Poln. Arch. biol. med. Wiss. vol. 2. 1905.

MERCIER, L.: Les corps bactérioides de la Blatte (Periplaneta orientalis): Bacillus cuenoti (n. sp. L. MERCIER). in: CR. Soc. Biol. Paris. vol. 61. 1906.

— Recherches sur les bactérioides des Blattides. in: Arch. Protistenk. vol. 9. 1907.

— Cellules à Bacillus cuenoti dans la paroi des gaînes ovariques de la Blatte. in: CR. Soc. Biol. Paris. vol. 62. 1907.

METSCHNIKOFF, EL.: Untersuchungen über die Embryologie der Hemipteren. Vorl. Mitt. in: Ztschr. wiss. Zool. vol. 16. 1866.

— Embryologische Studien an Insekten. ibid. vol. 16. 1866.

— Über eine Sproßpilzkrankheit der Daphnien. Beitrag zur Lehre vom Kampf der Phagocyten gegen Krankheitserreger. in: Arch. pathol. Anat. Physiol. vol. 96. 1884.

MONIEZ, R.: Sur une champignon parasite du Lecanium Hesperidorum (Lecaniascus polymorphus nobis). in: Bull. Soc. zool. France. vol. 12. 1887.

MORDVILLKO, ALEX.: Zur Fauna und Anatomie der Familie der Aphididen (russisch). Warschau 1894/95.

NERESHEIMER, E.: Über das Eindringen von Lankesterella spec. in die Froschblutkörperchen. in: Arch. Protistenk. vol. 16. 1909,

PIERANTONI, UMB.: L'origine di alcuni organi d'Icerya purchasi e la simbiosi ereditaria. in: Bull. Soc. Natural. Napoli. vol. 23. 1909.

— Origine e struttura del corpo ovale del Dactylopius citri e del corpo verde dell' Aphis brassicae (2° nota sulla simbiosi ereditaria). ibid. vol. 24. 1910.

— Ulteriori osservazioni sulla simbiosi ereditaria degli Omotteri. in: Zool. Anz. vol. 36. 1910.

— Osservazioni su Aphrophora spumaria. in: Boll. Soc. Natural. Napoli. vol. 24. 1910.

PIERANTONI, UMB.: La simbiosi ereditaria e la biologia sessuale d'Icerya. in: Monit zool. Ital. anno 21. 1910.
— Sul corpo ovale del Dactylopius. in: Bull. Soc. Natural. Napoli. vol. 24. 1910.
PHILIPTSCHENKO: Über den Fettkörper der schwarzen Küchenschabe (Stylopyga orientalis.) (russisch). in: Revue Russe Entomol. 1907. Nr. 4 (Mai 1908).
PORTA, A.: Ricerche sulla Aphrophora spumaria L. in: Rendic. Int. Lomb. Sc. Lett. vol. 33. 1900.
— La secrezione della spuma nella Aphrophora. in: Monit. zool. Ital. anno 12. 1901.
PUTNAM, J. D.: Biological and other notes on Coccidae. in: Proc. Davenport Acad. vol. 2. 1880.
SCHNEIDER, C. C.: Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.
SIGNORET: Essai monographique sur les Aleurodes. in: Ann. Soc. entomol. France. (4) vol. 8. 1867.
ŠULC, K.: Kermincola kermesina n. g. n. sp. und Physokermina n. sp., neue Mikroendosymbiontiker der Cocciden. in: SB. böhm. Ges. Wiss. Prag. 1906.
— „Pseudovitellus" und ähnliche Gewebe der Homopteren sind Wohnstätten symbiotischer Saccharomyceten. ibid. 1910.
— Symbiotische Saccharomyceten der echten Cicaden (Cicadidae). ibid. 1910.
VEJDOVSKY: Bemerkungen zum Aufsatze des Herrn Dr. H. ŠULC über Kermincola kermesina. ibid. 1906.
WILL, L.: Zur Bildung des Eies und des Blastoderms bei den viviparen Aphiden. in: Arb. zool. Inst. Würzburg. vol. 6.
— Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. in: Zool. Jahrb. vol. 3. Anat.
WITLACZIL, E.: Zur Anatomie der Aphiden. in: Arb. zool. Inst. Wien vol. 4. 1882.
— Entwicklungsgeschichte der Aphiden. in: Ztschr. wiss. Zool. vol. 40. 1884.
— Die Anatomie der Psylliden. ibid. vol. 42. 1885.
ZICK, K.: Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Genitalorgane bei Lepidopteren. ibid. vol. 98. 1911.

Tafelerklärung.

Tafel 1.

Mycetom und Infektion bei Aphiden (*Drepanosiphum*).

Fig. 1. Mycetocyte.
Fig. 2—5. Einzelheiten von Mycetocyten.
Fig. 6. Einzelheiten der Symbionten einer Aphide auf Salix.
Fig. 7. Ovarialröhre. Nährzelleinrichtung.
Fig. 8. Erste Infektion des Eies.
Fig. 9. Anschließendes Stadium früher Infektion.

Tafel 2.

Infektion des Wintereies der Aphiden (*Drepanosiphum*).

Fig. 1. Vor der Infektion. Der Nährstrang wird von dem unteren Ei ausgestoßen.
Fig. 2. Vor der Infektion. Der Nährstrang degeneriert.
Fig. 3. Beginn der Infektion an den Zipfeln des Eies.
Fig. 4. Die Infektion im Gang. Die Zipfel rücken zusammen.
Fig. 5. Die Infektion nahezu beendet.
Fig. 6. Die Infektion beendet.

Tafel 3.

Fettkörpersymbionten bei Cocciden und ihre Infektion.

Fig. 1—3. Fettzellensymbionten.
Fig. 4. Erste Infektion des Eies (Eindringen in den Follikel).
Fig. 5—7. Die Infektion des Eies selbst.
Fig. 8. Reifeteilung während der Infektion.

Tafel 4.

Die Symbionten der Aleurodiden.

Fig. 1. Larve mit (gelbem) Mycetom (wahrscheinlich eine andere Spezies als die übrigen Figuren).

Fig. 2 u. 3. Zwei Puppenstadien des Männchens. Das Mycetom wandert nach hinten und umhüllt den Hoden.

Fig. 4 u. 5. Zwei Puppenstadien des Weibchens. Das Mycetom wandert nach hinten und durchdringt das Ovar.

Fig. 6 u. 7. Mycetom und Hoden.

Fig. 8 u. 9. Mycetom und Ovar.

Fig. 10—13. Eine Mycetocyte und ihre Teilung.

Fig. 14—17. Mycetocyten mit deutlichen Grenzen der Pilze.

Fig. 18. Aus dem Mycetom getretene Pilze (Sproßverbände).

Tafel 5.

Psyllidensymbionten.

Fig. 1. Schnitt durch das Abdomen einer Psyllidenlarve der Weide. Mycetom.

Fig. 2. Detail von dem Mycetom.

Fig. 3. Randzelle mit Schläuchen.

Fig. 4. Ebendieses Mycetom.

Fig. 5—7. Symbionten im Fettkörper des gleichen Tieres.

Fig. 8. Randstück des Mycetoms einer Psyllidenlarve der Esche.

Fig. 9. Übersichtsbild über ein Stück des Mycetoms.

Fig. 10—12. Teilung einer Mycetocyte der Randschicht.

Tafel 6.

Cicadensymbionten (*Cicada orni*).

Fig. 1—3. Schnitte durch einzelne Bläschen des Mycetoms.

Fig. 4. Eine Fettzelle voll von Symbionten.

Fig. 5. Invasion einer Fettzelle.

Fig. 6. Fettzelle und Symbionten nach BEST gefärbt.

Tafel 7.

Mycetom und Infektion der *Cicada orni*.

Fig. 1. Pilze in einem sehr jungen Mycetom.

Fig. 2 u. 3. Schlauchform der Pilze.

Fig. 4 u. 5. Aus der dichten Zone des Mycetoms.

Fig. 6. Beginnende Isolierung und Abrundung der Pilze.

Fig. 7. Der Prozeß schreitet fort.

Fig. 8. Cystenbildung der Pilze.

Fig. 9. Infektion des Follikels und des darunter liegenden Hohlraumes.

Fig. 10. Infektion des Eies nahezu vollendet. 2 Pilzarten.

Fig. 11. Pilze, wie sie infizieren.

Fig. 12—14. Mycetomepithel junger Larven.

Fig. 15. Mycetomepithel einer alten Larve.

Fig. 16. Mycetomepithel einer Imago.

Tafel 8.

Symbionten einer japanischen Cicade.

Fig. 1. Randstück des Mycetoms eines geschlechtsreifen Tieres.

Fig. 2. Fettkörper mit zweitem Symbionten.

Fig. 3—5. Knospung und Sproßverbände.
Fig. 6—8. Teilung.
Fig. 9. Promitose in einem Pilz des Mycetoms.
Fig. 10—12. Drei Stadien der Infektion des Follikels und des Eies.

Tafel 9.

Mycetom einer afrikanischen Cicade.

Fig. 1. Schnitt durch das Mycetom.
Fig. 2. Randstück des Mycetoms.
Fig. 3. Tracheencapillare am Rande des Mycetoms.
Fig. 4 u. 5. Epithel des Mycetoms.
Fig. 6—11. Schicksale der innen lebenden Pilzform.
Fig. 6 u. 7. Feine Schläuche.
Fig. 8. Isolierung, Abrundung, Wachstum derselben.
Fig. 9. Bildung von Zellgrenzen um die Pilze.
Fig. 10 u. 11. Vermehrung in diesen Zellen.
Fig. 11. Zerreißen der Zelle.
Fig. 12—17. Die Pilze der Randzone.
Fig. 12 u. 13. Schlauchform.
Fig. 14. Abrundung, Wachstum.
Fig. 15—17. Entstehen von Zellgrenzen, Vermehrung.
Fig. 18. Teilung des Kernes der hinteren Form während der Infektion.

Tafel 10.

Infektion des Eies der afrikanischen Cicade.

Fig. 1. Hinterende des Eies vor der Infektion.
Fig. 2. Follikel infiziert von 2 Formen.
Fig. 3. Die Follikelzellen platzen. Beginn der Infektion des Eies.
Fig. 4. Die Infektion nahezu vollendet.
Fig. 5. Die Pilzkörper im hinteren Abschnitt des fertigen Eies.

Tafel 11.

Mycetom und Infektion bei der Schaumcicade.

Fig. 1. Junge Larve mit rotem durchschimmerndem Mycetom.
Fig. 2. Schnitt durch das untere Viertel des Abdomens einer solchen Larve. Zwei Mycetome und Gonade.
Fig. 3. Schnitt durch die beiden Mycetome eines geschlechtsreifen Tieres.
Fig. 4. Randmycetomzelle einer Larve (Schläuche).
Fig. 5. Randmycetomzelle einer Imago (Kugeln).
Fig. 6. Mycetocyte des inneren Mycetoms von einer Larve (Schläuche).
Fig. 7. Mycetocyte des inneren Mycetoms von einer Imago (Schläuche).
Fig. 8 u. 9. Stück einer Mycetocyte des inneren Mycetoms einer Imago. Kugeln.
Fig. 10. Infektion des Follikels mit beiden Sorten.
Fig. 11. Ein ganzes reifes Ei mit dem runden Pilzkörper.

Tafel 12.

Blattidensymbionten.

Fig. 1. Schnitt durch eine junge Eiröhre von *Periplaneta.* Erste Wanderung der Bakterien an die Eioberfläche.

Fig. 2. Größeres Ei. Die Oberfläche bedeckt mit Bakterien.

Fig. 3. Noch älteres Ei, am oberen Ende.

Fig. 4. Dasselbe Ei; an der Seite.

Fig. 5. Flächenbild des Follikels.

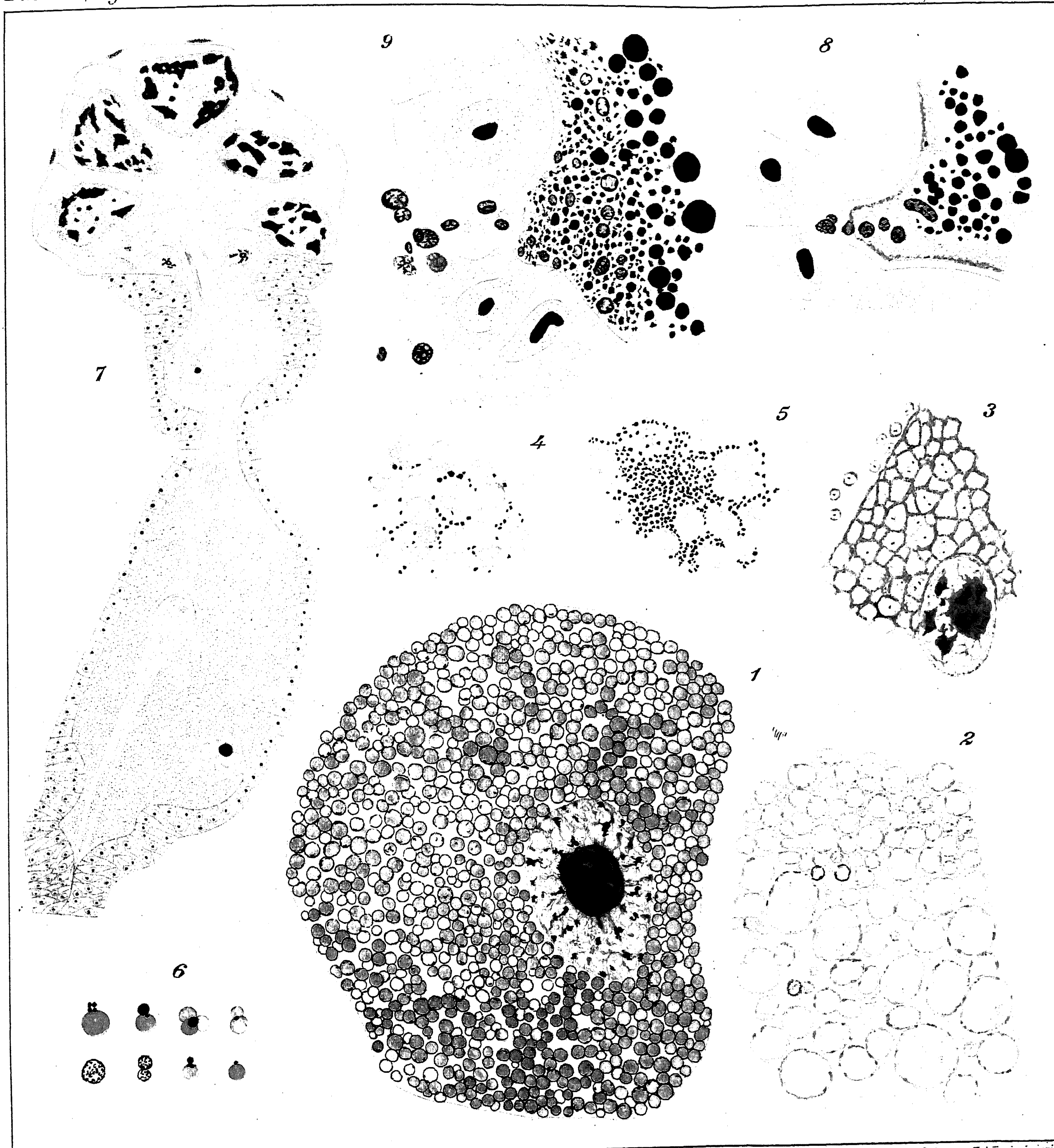
Fig. 6. Oberfläche eines eben gelegten Eies mit Bakterien im Dotter (nach BLOCHMANN).

Fig. 7. Keimstreif der *Periplaneta.* Hinten die Bakterienansammlung (nach HEYMONS).

Fig. 8. Keimstreif von *Ectobia livida* nach Extremitätenanlage (nach HEYMONS).

Fig. 9. Sagittalschnitt durch einen *Periplaneta*-Embryo. Im Dotter die Bakterien (nach HEYMONS).

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

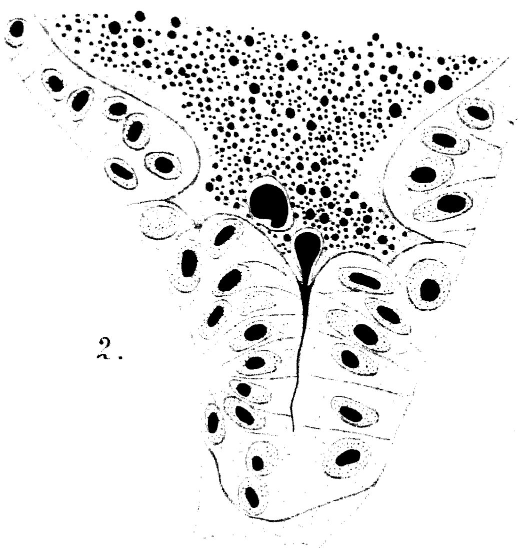


Verlag von Gustav Fischer in Jena

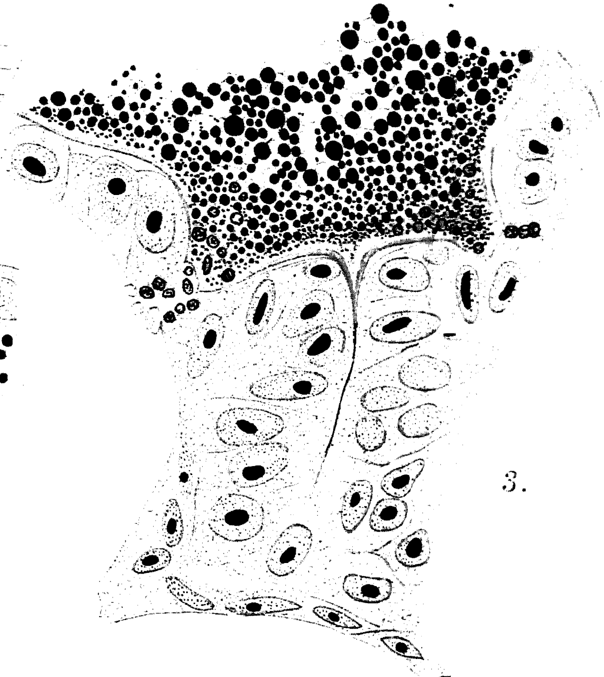
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



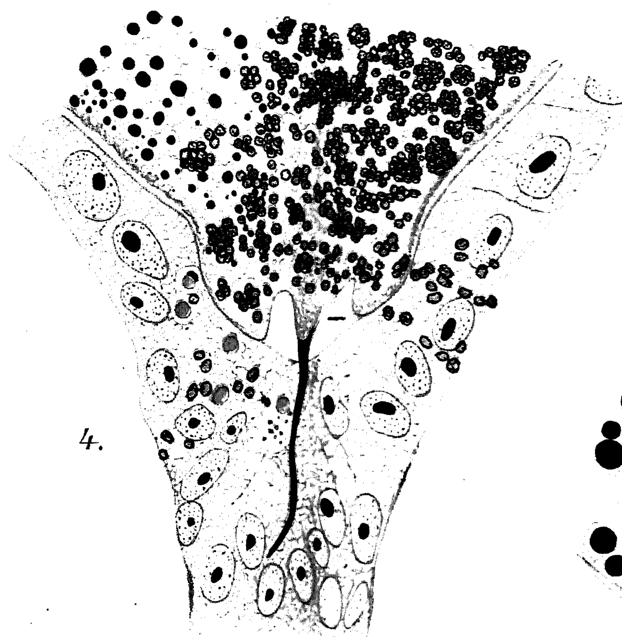
1.



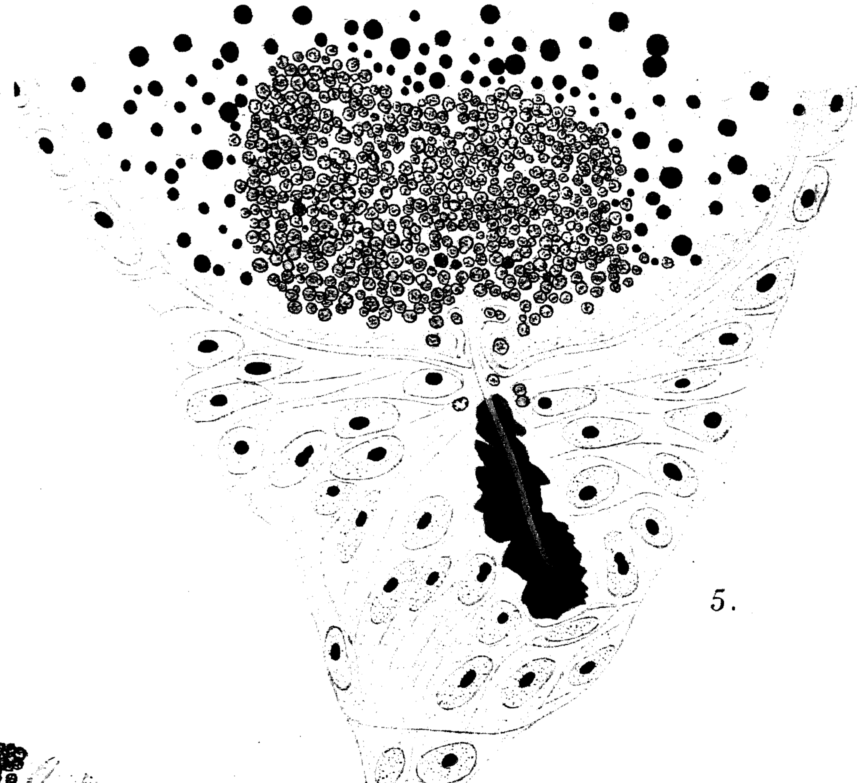
2.



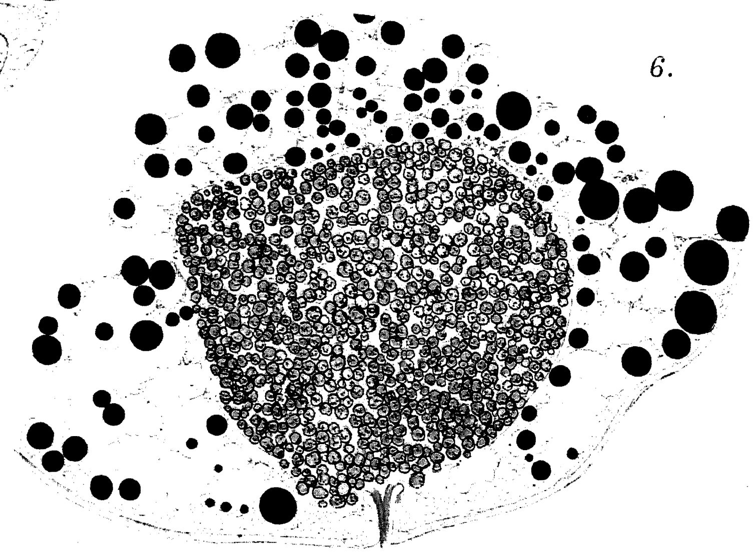
3.



4.

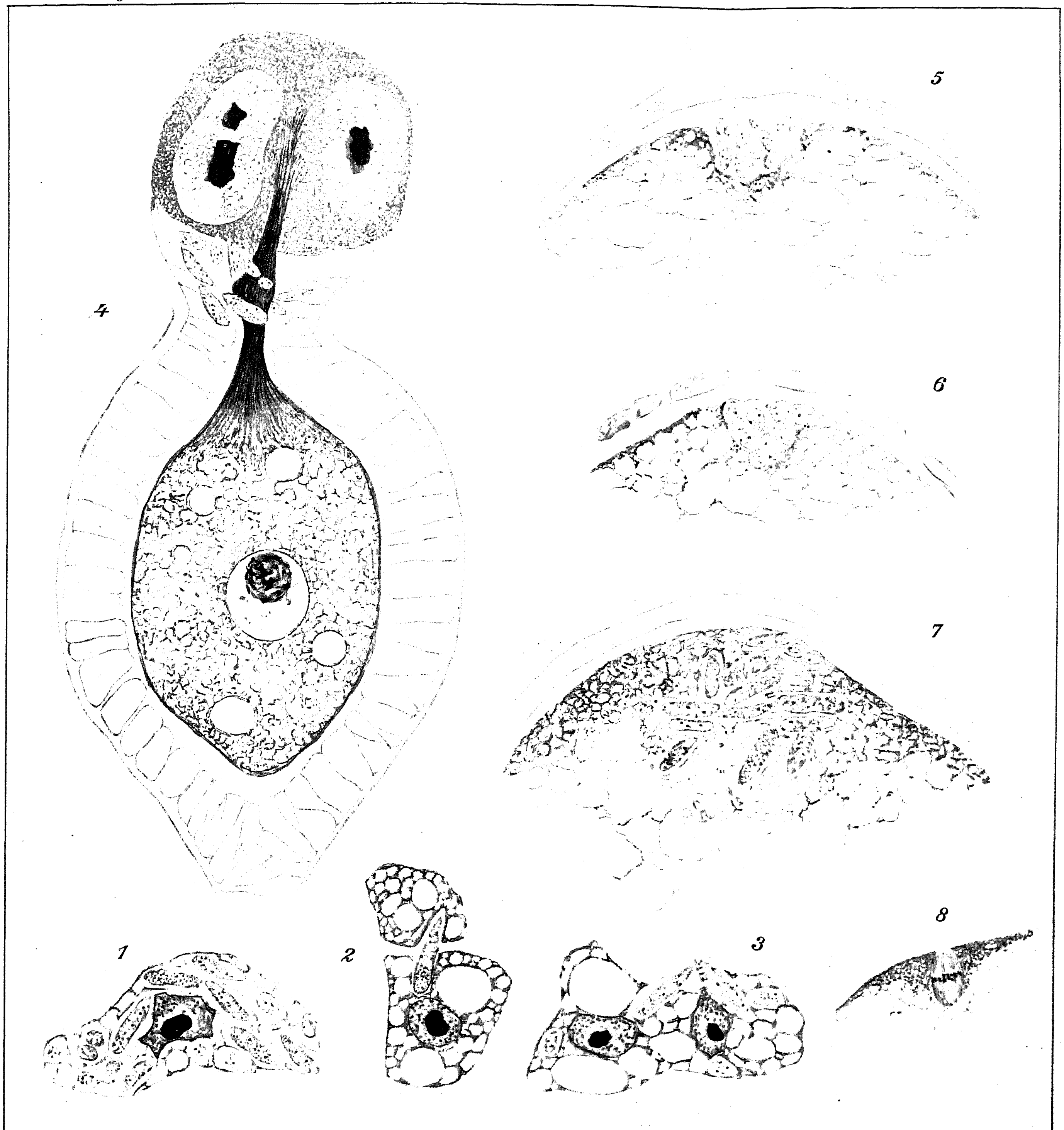


5.

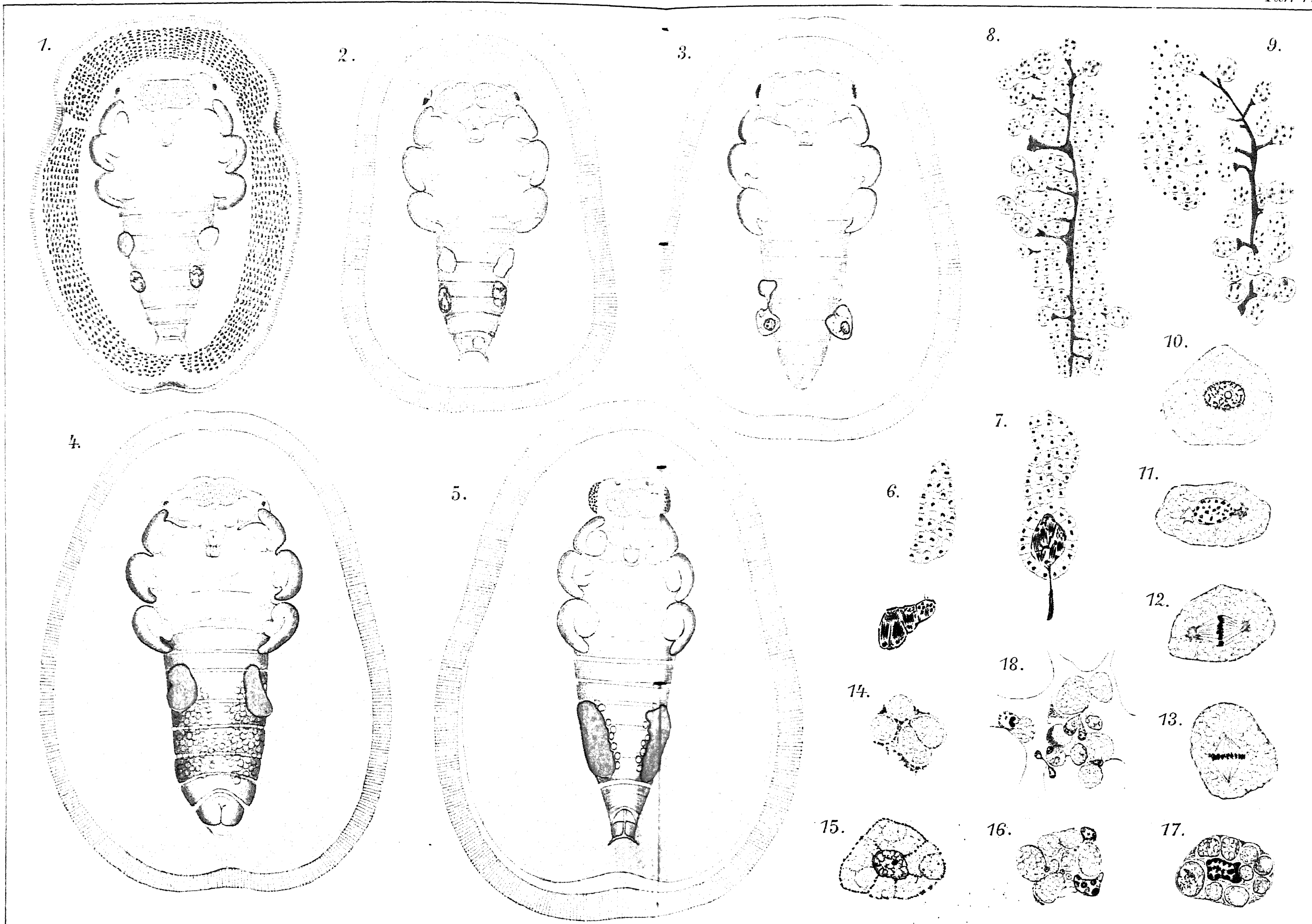


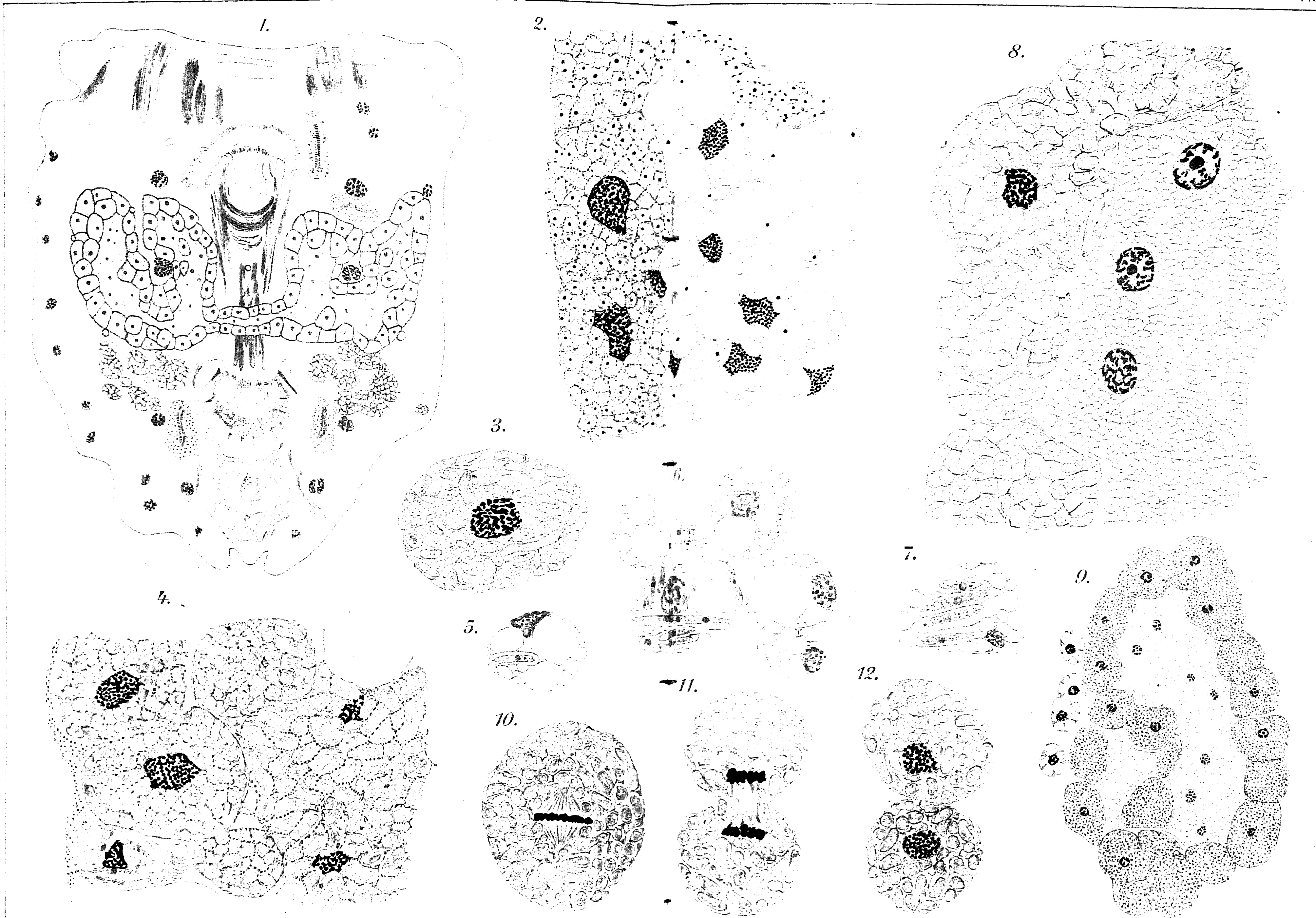
6.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

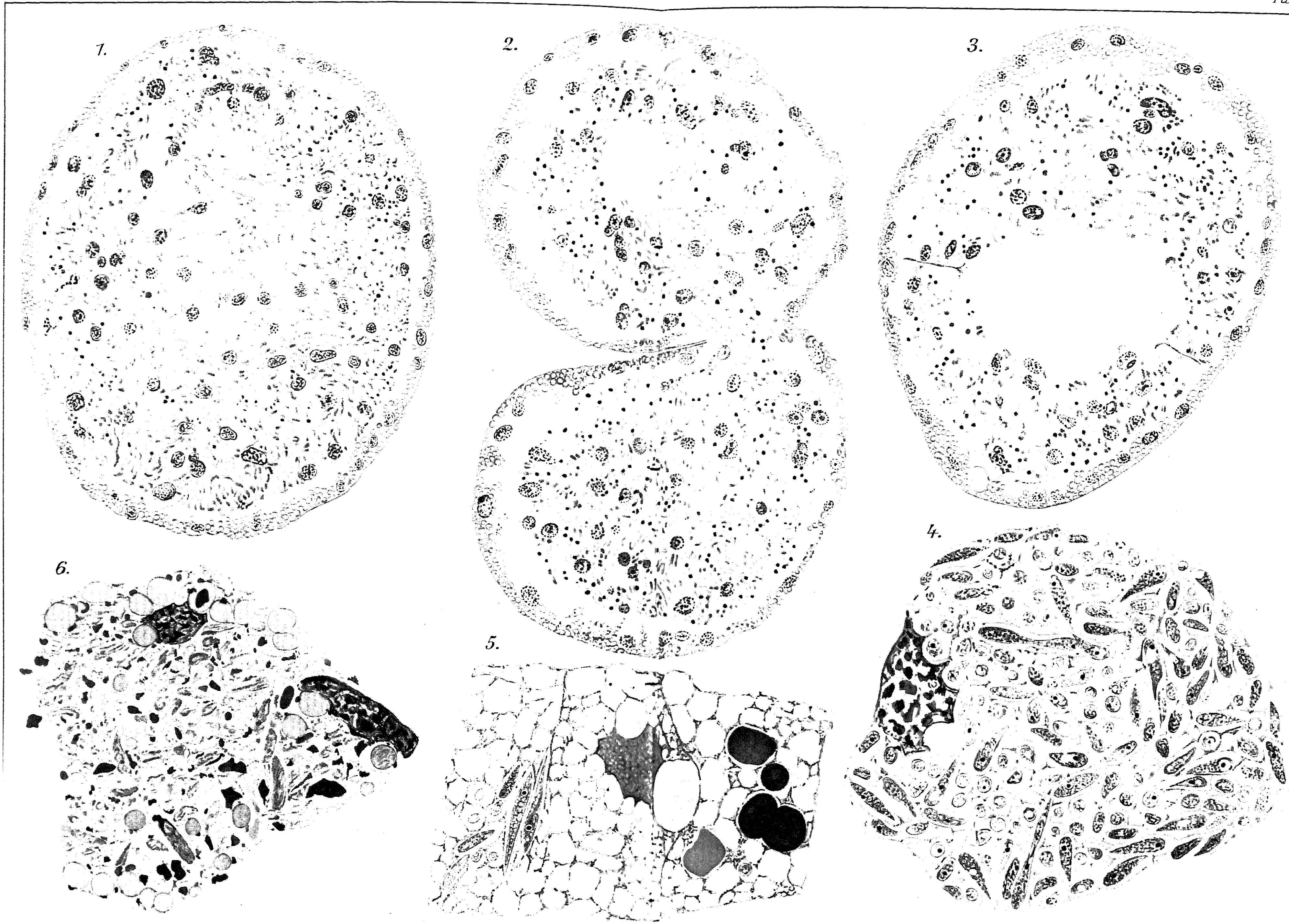


Verlag von Gustav Fischer in Jena
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

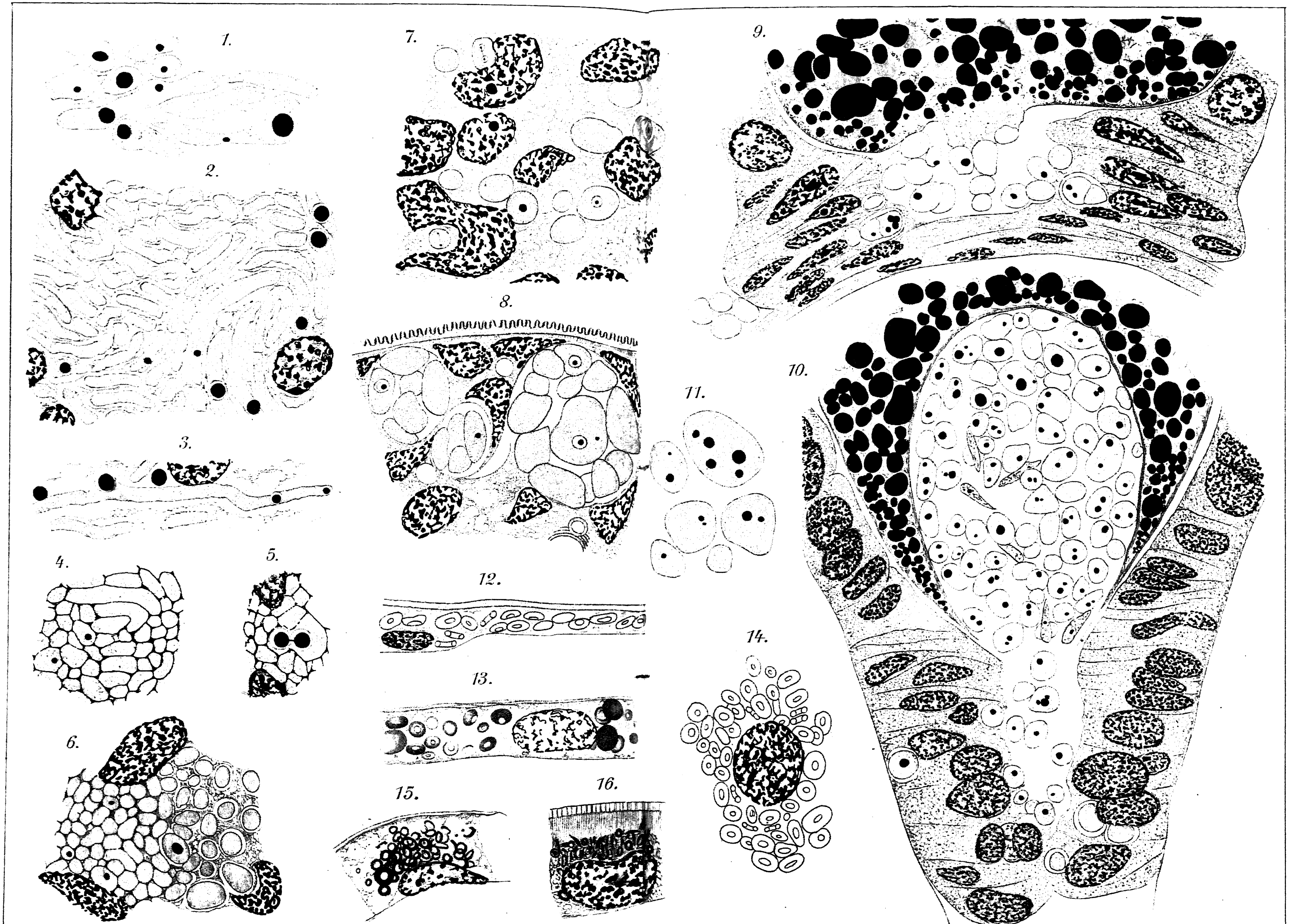

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.



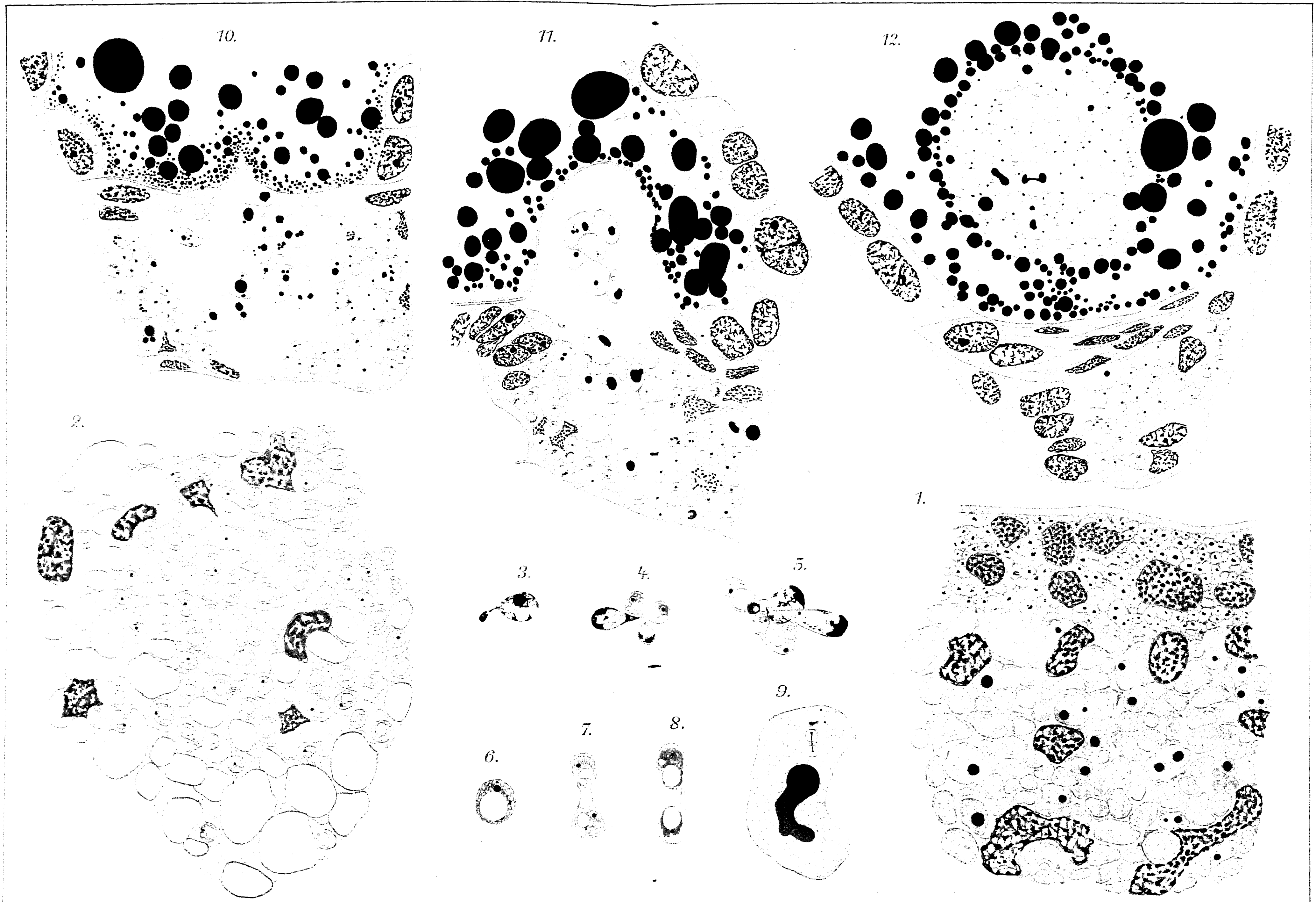
Verlag von Gustav Fischer in Jena.



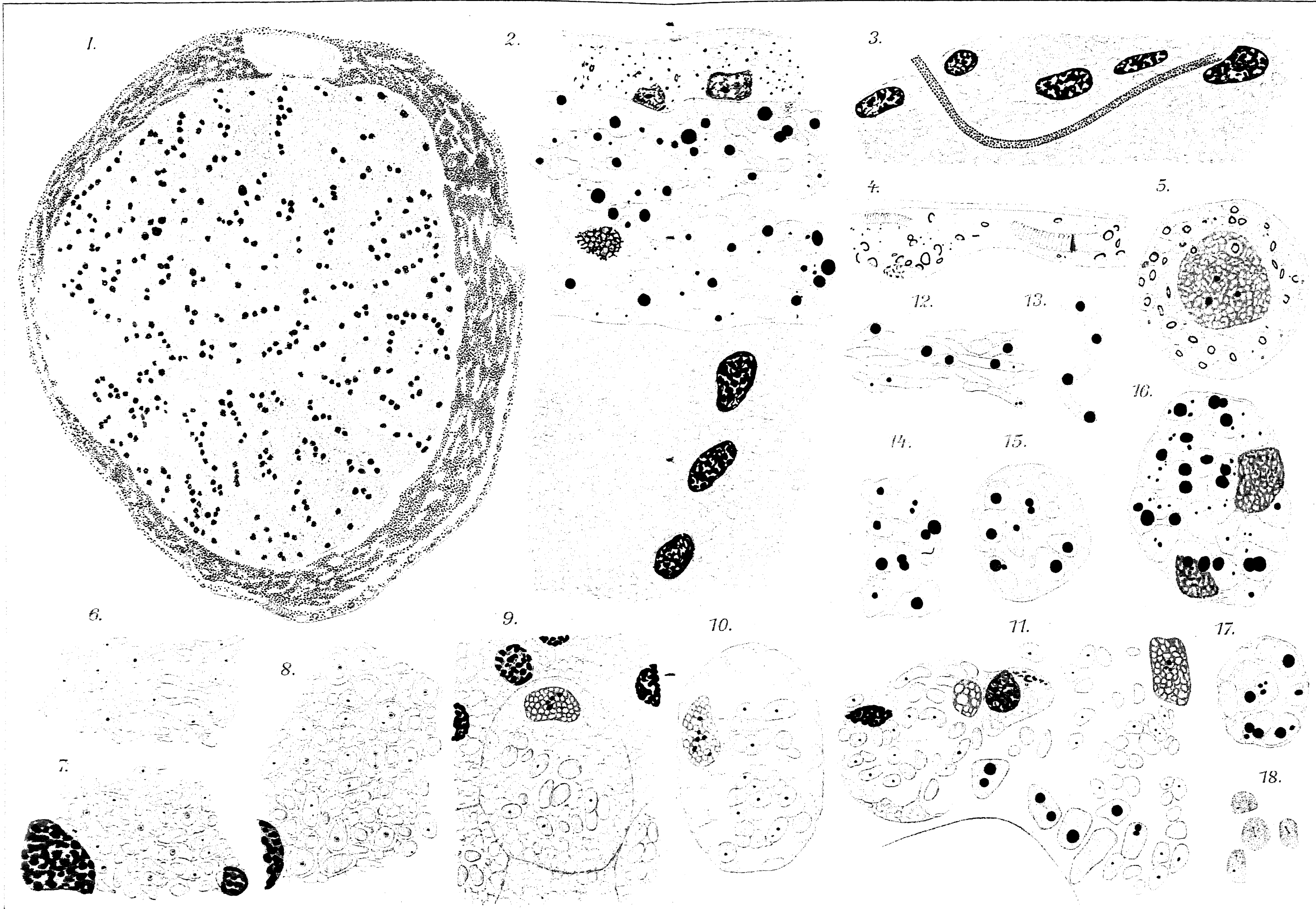
Verlag von Gustav Fischer in Jena
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



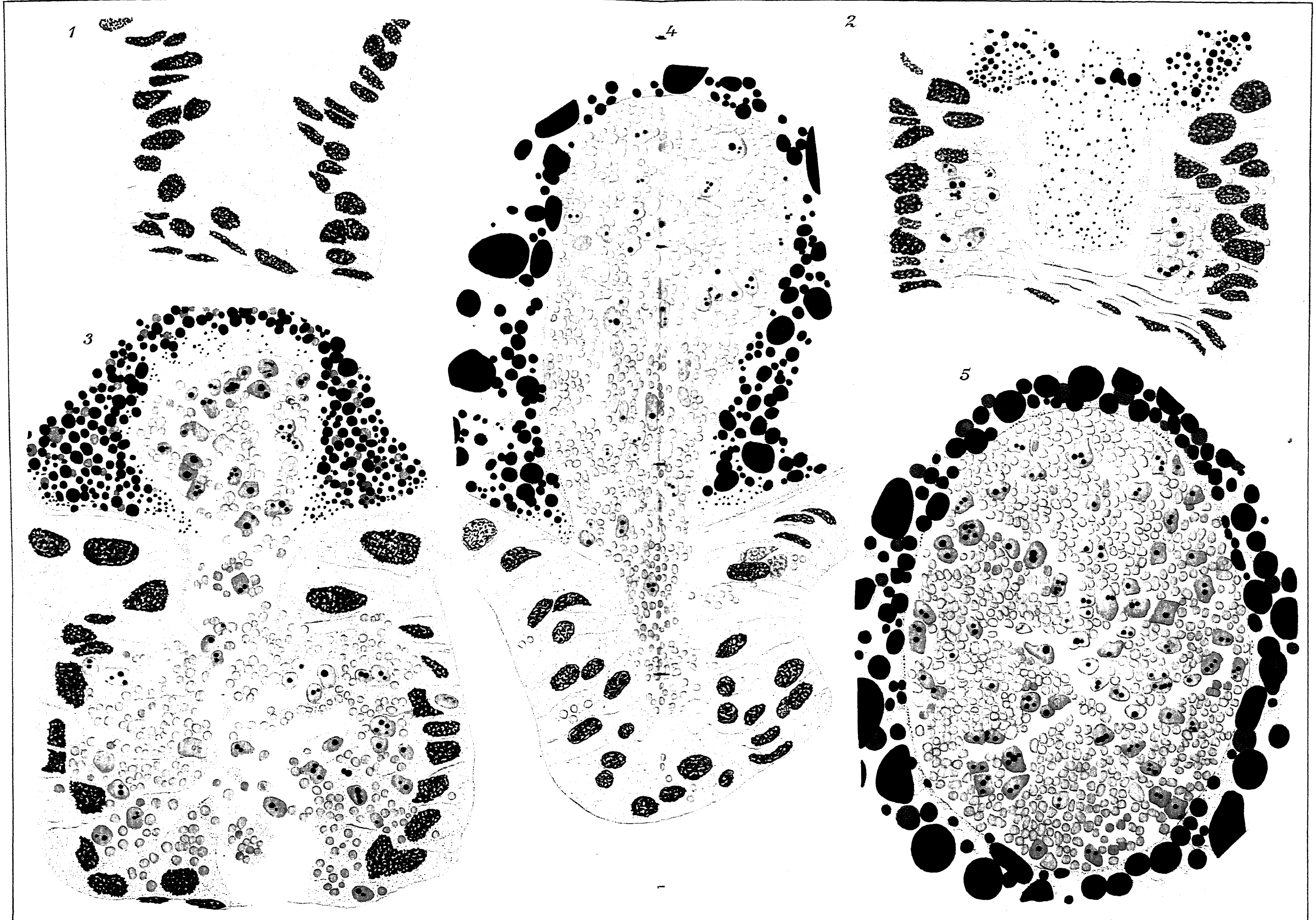
Verlag von Gustav Fischer in Jena
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.



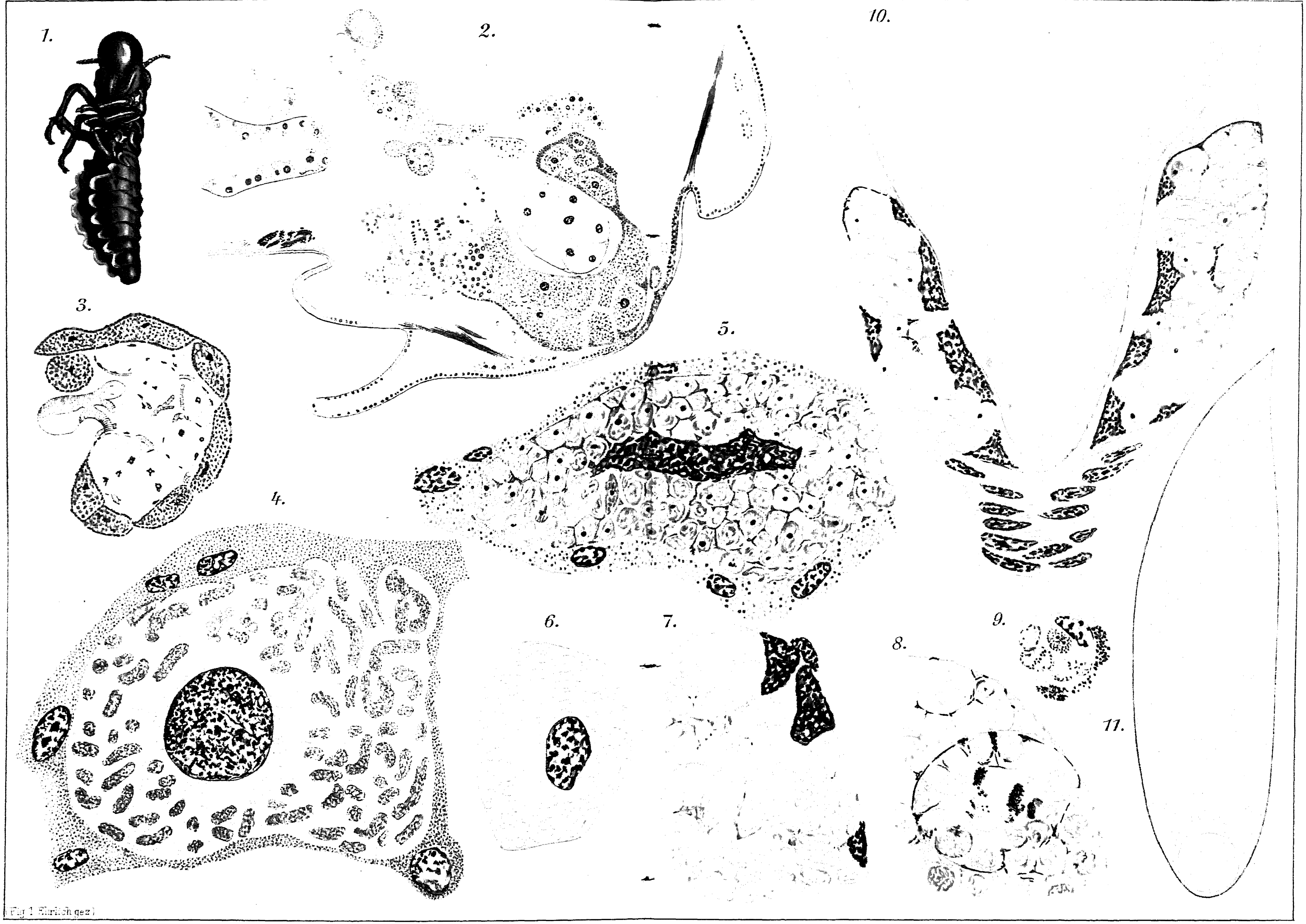
Verlag von Gustav Fischer in Jena
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



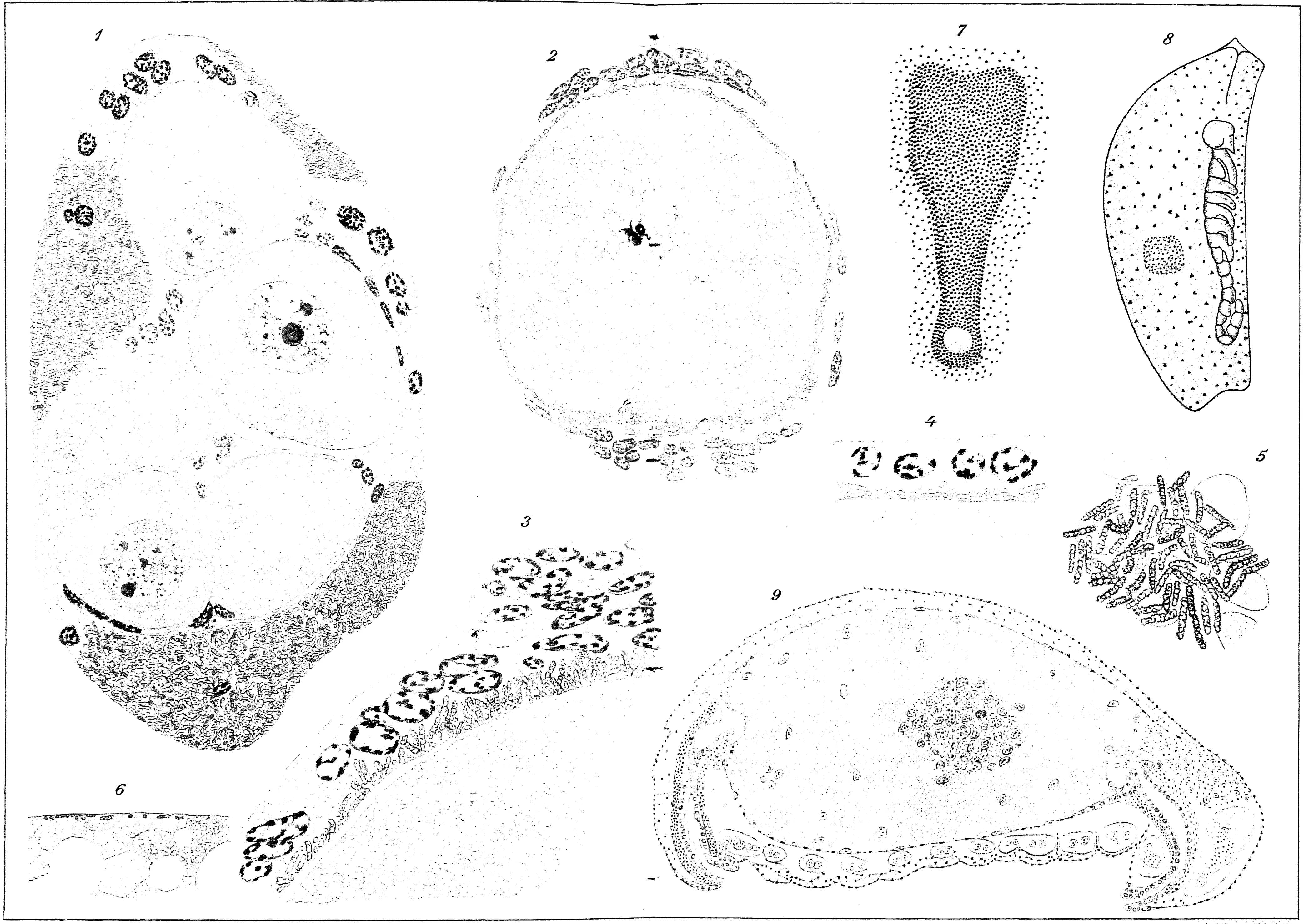
Verlag von Gustav Fischer in Jena
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



Verlag von Gustav Fischer in Jena
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



Verlag von Gustav Fischer in Jena



Verlag von Gustav Fischer in Jena